

APR 7 1967

HARVARD  
UNIVERSITY

# Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo)

Teil I<sup>1,2</sup>

Ein Beitrag zum Problem der Populationsdynamik in den Tropen

Von FRITZ DIETERLEN

*Eingang des Ms. 5. 8. 1966*

## I. Einleitung

Die Erforschung der Kleinsäuger und besonders der Nagetiere in den Tropen der ganzen Welt war bis jetzt im wesentlichen auf Fragen systematischer Einordnung und geographischer Verbreitung beschränkt.

Angesichts der Fülle tropischer Nagetierformen ist unser Wissen über sie verschwindend gering, was ganz besonders auch auf Afrika zutrifft, wo wir uns in der Literatur vorwiegend an die Bearbeitung von Expeditionsausbeuten, an Faunenbeiträge oder Checklists halten müssen, so z. B. über Südafrika (ROBERTS 1951), Südwestafrika (SHORTRIDGE 1934), Nord-Rhodesien (ANSELL 1960), Angola (MONARD 1935, HILL/CARTER 1941), Tanzania (SWYNNERTON 1951), Congo (HATT 1940, SCHOUTEDEN 1947, RAHM/CHRISTIAENSEN 1963, MISONNE 1963), ehemals französische Gebiete Zentralafrikas (MALBRANT/MACLATCHY 1949, MALBRANT 1952), Kamerun (JEANNIN 1936, EISENTRAUT 1963), Nigeria (ROSEVEAR 1953), ehemals französische Gebiete Westafrikas (DEKEYSER 1955) usw.

Größere ökologische oder biologische Untersuchungen haben Seltenheitswert, kleinere Notizen finden sich weit verstreut in der Literatur.

So besitzen wir auch noch recht wenig Angaben zu Fragen von Fortpflanzung und Populationsdynamik, denen die vorliegende Untersuchung gilt.

Sie kann einem allgemeinen wissenschaftlichen Interesse dienen, besonders einem Vergleich von Tropen und gemäßigter Zone, ferner der Kenntnis und Kontrolle landwirtschaftlich und medizinisch wichtiger Formen, wie sie in unserem zentralafrikanischen Untersuchungsgebiet in größerer Zahl vorhanden sind (DIETERLEN 1966 a). Voraussetzung für eine intensivere Bearbeitung biologischer Fragen in Afrika sind feste Standorte an gut gewählten Plätzen, besonders Freilandstationen von denen aus die Umgebung erforscht und das anfallende Material sofort bearbeitet werden kann. Zu den wenigen bisher existierenden Einrichtungen gehört das Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale (I.R.S.A.C.), welches Anfang der fünfziger Jahre von den Belgiern in ihren damaligen Besitzungen Congo, Rwanda und Urundi errichtet wurde, als ein Netz von mustergültigen Instituten und Freilandstationen.

Das Zentrum des IRSAC wurde in Lwiro, 40 km nördlich der Stadt Bukavu und in

<sup>1</sup> Im Teil I erscheinen Untersuchungen aus dem Anbaugebiet, welches biotopisch und klimatisch größere Gegensätze aufweist als die Bergwaldzone und besonders das Regenwaldgebiet des Congo-Beckens. Aus diesen Gebieten soll im Teil II berichtet werden.

<sup>2</sup> Dem Andenken des 1966 verstorbenen A. R. CHRISTIAENSEN, Assistent der Säugetierabteilung des I. R. S. A. C. gewidmet.

10 km Entfernung vom Westufer des Kivusees errichtet (Abb. 1). Die Lage ist ideal gewählt: Grenzgebiet von Congo-Becken nach Ostafrika, Höhenlage von 1750 m mit gesundem Klima, welches ebenso intensives Arbeiten wie in Europa zuläßt. Durch eigene Wasserversorgung, Stromgeneratoren (für Bedarfsfälle), große Labors, handwerkliche Ateliers, eine umfangreiche Bibliothek, Post- und Telegraphenstation, Auto-reparatur und Tankstelle und große Wohnhäuser hat man dem Institut eine weitgehende Eigenständigkeit gegeben.

Säugetierkundliche Forschungen wurden besonders durch den jetzigen Generaldirektor des IRSAC Dr. U. RAHM durchgeführt, wie auch von seinem Vorgänger in der Mammalogie Dr. P. L. PIRLOT.

Mit einem Stipendium der Fritz-Thyssen-Stiftung (Köln) im Rahmen des Afrika-programms des Ifo-Institutes für Wirtschaftsforschung (München) kam ich am 3. Mai

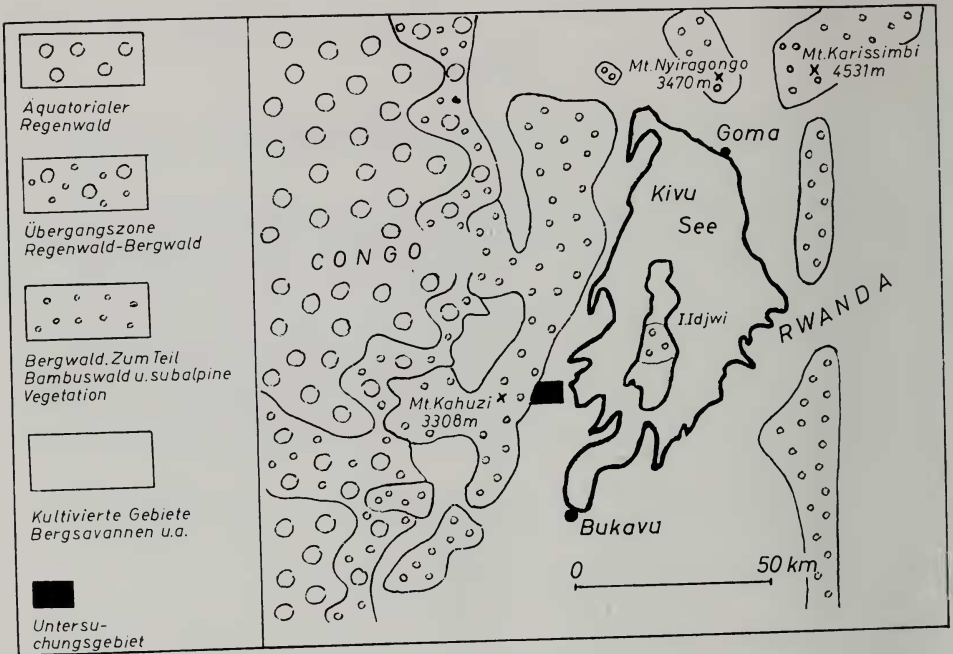


Abb. 1. Das Kivuseegebiet mit den wichtigsten Vegetationszonen und dem Untersuchungsgebiet (schwarzes Viereck)

1963 ans IRSAC mit dem Auftrag, Untersuchungen zur Ökologie und Biologie der Nagerpopulationen im dichtbesiedelten und -bebauten Gebiet an der (kongolesischen) Westseite des Kivusees durchzuführen.

Die Fritz-Thyssen-Stiftung kam mir bei meinen Bemühungen mit außerordentlicher Großzügigkeit entgegen. Sie hat meine Forschungen vom 1. März 1963 bis zum Februar 1966 unterstützt. Ihr und ganz besonders Herrn Dr. E. COENEN gilt mein verbindlicher Dank; am IRSAC vor allem Herrn Dr. RAHM und seiner Frau für stete Hilfe in wissenschaftlichen oder technischen Fragen, ebenso dem Assistenten der säugetierkundlichen Abteilung, Herrn A. R. CHRISTIAENSEN.

## II. Das Kivu-Hochland und das Untersuchungsgebiet

### Überblick<sup>3</sup>

Über eine Erstreckung von etwa 7 Breitengraden — 3 nördlich, 4 südlich des Äquators — berühren sich im Bereich der zentralafrikanischen Schwelle die Großgebiete östliches Hochafrika und Congobecken. Im südlichen Teil dieser Zone liegt der Kivusee. An seiner Gestalt und Form, wie auch an der der anderen zentralafrikanischen Seen läßt sich der nordsüdliche Verlauf des Grabenbruches ablesen, dessen Sohle recht unterschiedliche Höhenlagen aufweist. Von Norden her steigt sie vom Tal des oberen Nil zum Albertsee auf 620 m an, weiter zum Edwardsee (912 m) und hinauf zum Kivusee (1460 m), von wo aus sie entlang des den Kivusee entwässernden Ruzizi-Flusses schroff in die ca. 800 m hoch gelegene gleichnamige Ebene abfällt, die in den 773 m hohen Spiegel des Tanganyikasees übergeht. Am Grund dieses 1400 m tiefen Sees erreicht sie die tiefste Stelle. Durch Tanganyika- und Nyassasee setzt sich der fast 3000 km lange Graben fort und endet am Sambesi.

Seine Entstehung verdankt der Graben dem Einbrechen der sog. zentralafrikanischen Schwelle, welches im Tertiär einsetzte und wohl im Diluvium seinen Höhepunkt erreichte; die Bewegungen halten bis heute an.

Während das Bild des Grabens über große Strecken klar sichtbar ist, ist es nördlich des Edwardsees durch das riesige bis auf 5120 m ansteigende Ruwenzori-Massiv gestört. Auch am Nordende des Kivusees ist die Grabenstruktur verwischt: ein gewaltiger, in den Kratern des Nyiragongo (3470 m) und Nyamulagira (3051 m) noch heute lebendiger Vulkanismus, hier der Zone der Grabensohle entsprungen, hat den Kivusee nach Norden abgeriegelt. Virunga-Vulkane werden diese aktiven zusammen mit einer dicht östlich davon stehenden Gruppe erloschener Vulkane genannt, deren höchster der 4531 m hohe Karissimbi ist. Über ihre Kämme, wie auch über den östlichen Grabenrand am Kivusee zieht sich die Wasserscheide Kongo—Nil. Daß der Vulkanismus ursächlichen Zusammenhang mit der Grabenbildung hat, steht außer Zweifel. Erloschener Vulkanismus, stellenweise den westlichen Grabenrand überdeckend, hat auch die Landschaft des Untersuchungsgebietes um Lwiro geprägt. Übersteigt man ihn auf der 2300 m hohen Paßstraße am Kahuzi (3308 m), so ist man auf der andern Seite in wenigen Stunden in nur noch 800 m Meereshöhe, ist klimatisch, floristisch und faunistisch gesehen bereits im Congobecken, das seine tiefsten Stellen in 350 m hat. Von hier bis zum rund 2000 km entfernten Golf von Guinea dehnt sich der immerfeuchte äquatoriale Regenwald. — Den Bergwald des östlichen Grabenrandes (in Rwanda) nach Osten hin durchfahrend, gelangt man nach 60 km an den Waldrand. Bis zum Indischen Ozean, in über 1000 km Entfernung gibt es nun, abgesehen von wenigen inselartigen Wäldern, keinen Regenwald mehr, sondern Trockenwälder (*Brachystegia*), Savannen und Steppen in ihren verschiedenen Ausprägungen. Man steht am westlichen Rande Ostafrikas, das sich über weite Gebiete in einer Meereshöhe von 1100 bis 1500 m erstreckt. Der geographische Gegensatz der beiden Großgebiete, zwischen denen der Kivusee liegt, ist natürlich eng verknüpft mit dem klimatischen (s. S. 11).

*Vegetation und Behauung* (vgl. *Abb. 1*). Drei für das Verständnis dieser Arbeit wichtige Vegetations- und Faunengebiete müssen hier genannt werden.

Erstens, im Westen hinter der Bergkette des Grabenrandes der bis 1000 m hinaufreichende äquatoriale Regenwald, dessen Charakterbaum *Gilbertiodendron* (*Macrobium*) *deweyrei* ist. Zweitens, nach einer Übergangszone, der Bergurwald, der etwa von 1800 bzw. 2000 m an, sich westlich und östlich des Grates nach oben hin ausbreitet und etwa ab 2300 m in Bambuswald (*Arundinaria alpina*) übergeht. Drittens, das

<sup>3</sup> Angaben über das Klima S. 11 ff.

eigentliche Untersuchungsgebiet, eine zwischen Kivusee und Bergwald auf basaltischem Lavaboden sich erstreckende, dicht besiedelte und kultivierte Baumsavanne, eine sog. *Erythrina*-Savanne. Man kann annehmen, daß sie einfach durch allmähliche Lichtung des ursprünglichen bis an den See reichenden Waldes entstanden ist, der aber z. T. eine andere Zusammensetzung gehabt haben dürfte. Wichtigste Pflanzen dieser Savanne sind nach RAHM/CHRISTIAENSEN (1963): *Bridelia micrantha*, *Kohtsia africana*, *Albizzia grandibracteata*, *Erythrina tomentosa*, *Acanthus pubescens*, *Pennisetum purpureum* usw.

Der Boden ist äußerst fruchtbar und die Dichte der Bevölkerung, vom Stamm der Bashi, mit bis zu 150 Einwohnern/km<sup>2</sup>, sehr hoch.

Die auffallendste Kulturpflanze des von den Bashi geprägten Landschaftsbildes (vgl. z. B. HECQ, 1958), ist die vorwiegend zur Biergewinnung angebaute Banane, die oft in großer Ausdehnung einen beträchtlichen Teil der Berghänge bedeckt. In diesen Hainen liegen auch viele Dörfer der Bashi, meist Zusammenschlüsse verstreut stehender Grüppchen von Hütten. In großen Mengen, aber verteilt, und bunt gemischt auf viele kleine Parzellen, werden ferner angebaut: Hirse (*Sorghum*), Buschbohnen, Maniok, Mais und Bataten. Häufig sind Mischkulturen von Bohnen mit Maniok oder mit Mais. In kleinerem Umfang werden Erdnüsse, Zuckerrohr und verschiedene Gemüse angebaut.

Einen andern Aspekt des Landschaftsbildes bieten die von Europäern geschaffenen, z. T. großen Plantagen von Kaffee (besonders in Höhenlagen zwischen 1500 und 1800 m) und Tee (besonders zwischen 1800 und 2300 m) und Baumkulturen von *Eukalyptus* (*smithii*, *globulus*, *maideni*, *saligna*), Chinarindenbäumen (*Cinchona*) und Zypressen (*Cupressus lusitanica*).

Es gibt auch weite Flächen nicht bebauten Landes, so Grasland oder Sekundärbusch, beides von Rindern, Ziegen oder Schafen beweidet; ferner in manchen Senken größere Sümpfe.

Aus dichtem grasigen Sekundärbusch, oft stark mit Elefantengras (*Pennisetum purpureum*) durchmischt, bestehen auch die sog. Zwischenfeldstücke, Streifen ungenutzten Gebietes zwischen den Eingeborenenefeldern. Sie sind Hauptaufenthalt der Muriden.

Die Eingeborenenefelder zeigen im Anbau ein buntes Gemisch. Da die einzelnen Stücke nicht groß sind, ein Feld kann von 0,5 Ar bis 20 Ar gehen, findet man oft auf kleinem Raum alle von den Bashi angebauten Nahrungspflanzen.

Während Bananen und auch Maniok das ganze Jahr hindurch geerntet werden können, haben die Hauptnahrungspflanzen Hirse und Bohnen zwei Erntezeiten im Jahr, deren Schwerpunkte im Februar und Juli liegen. Nach der Juliernte läßt die Bestellzeit, bedingt durch die Trockenheit, einige Wochen auf sich warten. — Abhängig von der Intensität und Dauer der Trockenzeit wirkt sich die Trockenheit auch unterschiedlich stark, jedoch immer nachteilig für die Nager, auf die Zwischenfeldstücke und Sekundärbuschgebiete aus.

Die hier geschilderten Verhältnisse von Bebauung und Vegetation gelten vornehmlich für das Untersuchungsgebiet, für eine Erstreckung von je etwa 10 km nach Norden und Süden von Lwiro aus und für Höhenlagen zwischen 1500 und 1900 m, keineswegs aber für das ganze Siedlungsgebiet der Bashi, denn außerhalb der hier geschilderten Zone existiert auf weniger fruchtbaren und trockeneren Böden weit geringerer Anbau und dafür größere Weidefläche. Das wirkt sich natürlich auch auf die Zusammensetzung und Dichte der Muridenpopulationen aus.

### III. Die Biotope und ihre Bewohner

Zunächst seien die wichtigsten Biotope beschrieben, zu denen weniger die Felder selbst gerechnet werden können, die kaum als Aufenthaltsorte in Frage kommen, sondern die Vegetation, die die Felder umgibt.

Diese schon genannten *Zwischenfeldstücke* sind etwa 5 bis 30 m breite Gebiete, die oft streifenförmig die bebauten Landstücke voneinander trennen. Die Vegetation steht dort meist dicht bis sehr dicht und ihre Zusammensetzung ist je nach Bodengüte und Alter des betreffenden Stückes verschieden. So gibt es Abschnitte, die jahrelang nicht für den Anbau verwendet wurden und unberührt geblieben sind. Dort steht oft bis zu 6 m hohes, aus umfangreichen Wurzelstöcken wachsendes Elefantengras, das zusammen mit Strauchwerk, verkrüppelten Bäumen usw. eine dichte, ohne Machete kaum zu durchdringende Pflanzenmasse bildet. Auf weniger gutem Boden wächst weniger oder kein Elefantengras; dort bilden andere, niedrigere Gräser, oft zusammen mit Buschwerk, die Hauptvegetation. Meist sind Zwischenfeldstücke mit einem Wall von Erde und vermodernerer Pflanzenteile umgeben, gejätetes Unkraut oder Abfälle von der letzten Ernte. — Vom abgeernteten und gerade verwildernden Feld bis zum *Elefantengras-* oder *Grasbuschdickicht* gibt es natürlich alle Übergänge von Zwischenfeldstücken, deren beide Haupttypen hiermit schon genannt sind. Zwischen beiden vermittelt ein dritter Typ, nämlich Stücke, die eine *Mischung* von Elefantengras und Grasbusch darstellen. Da alle Typen noch unterschiedliches Alter, Lage und damit verschiedene Dichte und Höhe haben, erhöht sich die Zahl der Varianten der Zwischenfeldstücke.

*Feuchtbüsch.* Dieser Biotop kann sich im Mischkulturland vorwiegend im Schatten, z. B. einer der Eukalyptusbaumgruppen oder an steilen, von der Sonne weniger begünstigten Hängen entwickeln. Er ist mikroklimatisch ein Wald im kleinen. Vergleichbares findet sich in Europa z. B. an feuchten Hängen, wo Brennesseln mit Gebüsch vermischt stehen.

*Sumpfige Gebiete* mit hohem Grundwasserstand.

*Wald.* Reste ursprünglichen Waldes haben sich bei Lwiro z. B. am Rande des Sumpfes Lushala erhalten. Bebautes Land stößt stellenweise direkt an diesen Wald, zu dem im wesentlichen Elemente des Bergwaldes gehören.

Weitere Kulturlandbiotope, die für Nagerfang in Frage kommen, waren schließlich Monokulturen von Bananen, Kaffee, Tee, Zypressen und Eukalyptusbäumen.

### Die Nagetiere

Die Säugetierwelt des Gebietes westlich des Kivusees ist ungemein artenreich. Zwischen See und äquatorialem Regenwald kann man mit rund 120 Arten rechnen, größtenteils nachgewiesen durch RAHM/CHRISTIAENSEN (1963) und in weiteren in Druck befindlichen Arbeiten dieser Autoren. Wir wollen uns hier auf die Aufzählung der 50 Nagetierarten beschränken, die rund 40% der Säugerfauna ausmachen. Zwei Drittel dieser Nager sind Muriden.

#### HYSTRICIDAE (Stachelschweine):

*Hystrix stegmanni*  
*Atherurus centralis*

#### THRYONOMYIDAE (Borstenferkel):

*Choeromys harrisoni*

#### ANOMALURIDAE (Dornschwanzhörnchen):

*Anomalurus jacksoni*  
*Anomalurus beecrofti*  
*Anomalurus pusillus*  
*Idiurus zenkeri*

#### SCIURIDAE (Hörnchenartige):

*Protoxerus stangeri*  
*Funisciurus carruthersi*  
*Funisciurus anerythrus*  
*Funisciurus erythropus*  
*Aethosciurus rwenzori*  
*Tamiscus emini*  
*Tamiscus alexandri*

#### MUSCARDINIDAE (Schläfer):

*Claviglis vulcanicus*

## MURIDAE (Mäuse- und Rattenartige):

## Otomyinae:

- Otomys tropicalis* Thomas  
*Otomys denti* Thomas

## Deomyinae:

- Deomys ferrugineus* Thomas

## Dendromyinae:

- Dendromus insignis* Thomas  
*Dendromus* spec.  
*Delanymys brooksi* Hayman

## Murinae:

- Lophuromys aquilus*  
 Thomas and Wroughton  
*Lophuromys luteogaster* Hatt  
*Lophuromys rahmi* Verheyen  
*Lophuromys woosnami* Thomas  
*Lophuromys* spec.  
*Leggada triton* Thomas  
*Leggada minutoides* Smith  
*Leggada bufo* Thomas

*Leggada* spec.

- Thamnomys surdaster* Thomas  
*Thamnomys kempi* Hatt  
*Oenomys hypoxanthus* Pucheran  
*Pelomys fallax* Heller  
*Praomys jacksoni* de Winton  
*Stochomys longicaudatus* Tullberg  
*Aethomys walambae* Wroughton  
*Colomys goslingi*  
 Thomas and Wroughton  
*Malacomys longipes* Milne-Edwards  
*Dasyomys incomtus* Sundevall  
*Hybomys univittatus* Peters  
*Lemniscomys striatus* Linné  
*Cricetomys gambianus* Waterhouse  
*Mastomys coucha* A. Smith  
*Mylomys cuninghamei* Thomas  
*Hylomyscus alleni* Waterhouse  
*Hylomyscus denniae* Thomas  
*Rattus rattus alexandrinus* Rafinesque  
*Rattus rattus frugivorus*  
 E. Geoffroy et Audouin

## RHIZOMYIDAE (Wurzelratten):

- Tachyoryctes ruandae*  
 Lönnberg et Gyldenstolpe

Diese Liste umfaßt wohlgerneht nur Nager des Gebietes westlich des Kivusees. Würden wir das Virunga-Vulkangebiet und die Savannen Rwandas und um den Edwardsee hinzuzählen, so kämen allein bei den Muriden mit *Lophuromys sikapusi*, *Arvicanthus abyssinicus*, *Lemniscomys griselda*, *Pelomys hopkinsi* und *Zelotomys hildgardae* mindestens fünf weitere Arten hinzu.

Von den sechs Unterfamilien der Muridae sind drei (Otomyinae, Dendromyinae und Deomyinae) rein afrikanisch, zwei (Rhynchomyinae und Hydromyinae) sind indomalaisch und australisch verbreitet. Nur die Murinae (Langschwanzmäuse) sind in der ganzen Alten Welt verbreitet. Mit über 74 Gattungen stellen sie in ihrer systematischen Kategorie, der Unterfamilie, das größte Kontingent unter den Säugetieren überhaupt; gleichzeitig machen sie im Entfaltungsfächer der Muriden wohl den jüngsten und größten Abschnitt aus. Angesichts ihrer sehr kurzen Vergangenheit kann man ihre Entwicklung als explosionsartig bezeichnen.

Ihr auffallendstes gemeinsames Merkmal ist der Mangel an Spezialisierungen (ELLERMAN, 1941). Anpassungen fürs Leben am Wasser, unter der Erde und auch fürs Baumleben sind relativ selten und dann meist schwach ausgebildet. Das letztere Merkmal (kletternde Lebensweise) wurde von ST. LEGER (1934) für die afrikanischen Murinae übertrieben herausgestellt und sogar zur Grundlage einer neuen systematischen Einteilung gemacht. ST. LEGER und anderer Autoren Einteilung der Subfamilie in Climbing Rats und Terrestrial Rats erscheint heute keinswegs gerechtfertigt. Auch manche von ELLERMAN vorgenommene Gruppierungen können als überholt bezeichnet werden, ganz besonders seit den Resultaten der cytogenetischen Forschungen der neueren Zeit, die vor allem von MATTHEY vorangetrieben wurden und die eine neue Phase in der Säugetier- und ganz besonders in der Kleinnager-Systematik einleiteten.

MATTHEY (1958) konnte nicht nur bekräftigen, daß die heutige Nagetierklassifika-

tion SIMPSONS (1945) natürlicher ist als die von ELLERMAN (1941) aufgestellte — so wirken die Muridae, wenigstens Murinae und Dendromyinae, in ihrer großen cytologischen Heterogenität sehr einheitlich gegenüber den cytologisch homogenen Gruppen Crice-tinae, Gerbillinae und Microtinae, die mit andern zusammen von SIMPSON zur Familie der Cricetidae vereinigt worden sind — er konnte überdies auch zeigen, daß viele von ELLERMAN, ST. LEGER und andern Systematikern aufgestellte Gruppen, z. B. Vereini-gung einiger Untergattungen zu einer Gattung, cytologisch nicht gerechtfertigt sind und daß dadurch die Systematik der unteren Kategorien gerade bei den Muriden neu kon-zipiert werden muß.

Ich will daher vorsichtig bei der Einordnung der bearbeiteten Formen verfahren und nur Arten und nicht Unterarten nennen. Angesichts der mangelhaften Erfassung vieler Teile Afrikas auf seine Kleinnager — von z. T. riesigen geographischen Räumen existie-ren in Museen überhaupt keine oder völlig unzureichende Sammlungen — erscheint es heute noch bei den meisten Arten sinnlos, sie in Unterarten einzuteilen, bzw. die von ELLERMAN aufgereihten Formen kritiklos zu übernehmen.

In der Anbauzone, die in dieser Arbeit behandelt wird, kommen 20 Muridenarten vor (ferner *Tachyoryctes*, *Choeromys*, *Hystrix* und *Claviglis*) — es sind dies:

<i>Lophuromys aquilus</i>	<i>Mastomys coucha</i>
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	<i>Otomys tropicalis</i>
<i>Praomys jacksoni</i>	<i>Dendromys insignis</i>
<i>Dasymys incomtus</i>	<i>Hybomys univittatus</i>
<i>Leggada triton</i>	<i>Mylomys cunninghamei</i>
<i>Leggada bufo</i>	<i>Aethomys walambae</i>
<i>Leggada minutoides</i>	<i>Cricetomys gambianus</i>
<i>Pelomys fallax</i>	<i>Delanymys brooksi</i>
<i>Thamnomys surdaster</i>	<i>Colomys goslingi</i>
<i>Lemniscomys striatus</i>	<i>Rattus r. alexandrinus</i>

Bis zu 14 Muridenarten können auf kleinem Raum im gleichen Biotop, z. B. in einem Zwischenfeldstück gefangen werden. Die seltenen Formen, *Colomys*, *Crice-tomys*, *Mylomys*, *Aethomys* und *Delanymys* scheiden in dieser Untersuchung ganz aus.

Nun seien die häufigeren Arten der Anbauzone in Größe und Aussehen und in ihren ökologischen Ansprüchen kurz skizziert (Gewichte siehe Tab. 13).

*Lophuromys aquilus*. Die in den Fängen am häufigsten auftretende Art hat auch die größte ökologische Valenz. Im dichten *Pennisetum* ist sie ebenso häufig wie im trockenen Grasbusch. Auch in Feuchtgebüsch, Waldresten, Bananenpflanzungen ist sie immer anzutreffen. *Lophuromys* ist überwiegend tagaktiv. Adulte Tiere haben eine Kopf-rumpflänge von 115 bis 140 mm. Der Schwanz ist für eine Murine auffallend kurz, seine Länge schwankt zwischen 60 und 80 mm. Das Rückenfell ist schwärzlich-rostrot gefärbt, die Bauchfärbung variiert von gelbbraun bis rostrot.

*Oenomys hypoxanthus*: Sein idealer Biotop ist dichtes Elefantengras, wo er Nah-rung und Klettermöglichkeit in Hülle und Fülle findet. Auch Waldränder und Lichtun-gen werden bevorzugt. Je trockener und vegetationsärmer die Biotope werden, desto seltener wird auch *Oenomys*. An seiner rostroten Nase, am agutifarbenen und rötlich-braunen Rückenfell und der weißen oder gelbweißen Bauchfärbung ist *Oenomys* leicht zu bestimmen. Er ist polyphasisch tag- und nachtaktiv. Kopfrumpflänge 150 bis 180 mm, Schwanzlänge 165 bis 200 mm. Der Schwanz ist fast immer 10 bis 20 mm länger als Kopf und Körper.

*Praomys jacksoni* ist nachtaktiv und liebt schattige und relativ feuchte Biotope mit Bäumen oder Felsen als Schlupfwinkel. Feuchtgebüsch in oder außerhalb von Wald-stücken oder Bananenpflanzungen ist der bevorzugte Lebensraum. An trockenen oder schattenarmen Plätzen ist *P.* nicht oder selten anzutreffen. Die Rückenfellfärbung vari-

iert bei adulten Tieren von schwärzlichgrau bis rotbraun, die Kopfrumpflänge von 105 bis 130 mm, die Schwanzlänge von 115 bis 155 mm. Der Schwanz ist immer länger als Kopf und Körper, in der Regel 20 bis 25 mm.

*Lemniscomys striatus*: Ein überwiegend tagaktives Tier, bevorzugt den trockenen Grasbusch, wo es zu den drei häufigsten Arten zählt. In den feuchteren *Pennisetum*-Biotopen ist die Art wesentlich schwächer vertreten, in Waldstücken überhaupt nicht. Diese hübsche Streifenmaus ist bekannt durch ihre hellen gesprenkelten Längsstreifen und den schwarzen Aalstrich im Rückenfell. Kopfrumpflänge beträgt 105 bis 140 mm, Schwanzlänge 120 bis 150 mm. Der Schwanz ist immer länger als Körper und Kopf, in der Regel 15 bis 20 mm.

3 *Leggada*-Arten — *triton*, *minutoides* und *bufo* — kommen im Untersuchungsgebiet vor. Die häufige *triton* und die seltene *bufo* ähneln einander sehr in der Kopfrumpflänge: 60 bis 85 mm bei *triton*, 65 bis 85 mm bei *bufo*, doch ist der Schwanz bei *triton* nie länger als 60 mm (var. 40 bis 60 mm) bei *bufo* dagegen nie kürzer (60 bis 75 mm). *Minutoides* ist kleiner (KRL: 55 bis 70 mm, SL: 45 bis 60 mm) als die beiden andern Arten, die kleinste Muride des Untersuchungsgebietes überhaupt. Mit etwas Erfahrung sind die Arten auch an der Färbung und zwar der Bauchseite zu unterscheiden: *triton* ist dort grau, *bufo* grau mit orangefarbener Beimischung, und bei *minutoides* ist die Grundfärbung hell mit bräunlich-roter Beimischung. Die unterschiedlichen ökologischen Ansprüche sind an einem größeren Material mit genauer Herkunft nachzuweisen: *triton* ist im trockenen Grasbusch am häufigsten, in feuchten Biotopen nur sehr schwach vertreten, *minutoides* ist im Grasbusch fast gleich stark wie *triton*, noch häufiger dagegen in den etwas feuchteren und schattigen *Pennisetum*-Grasbusch-Mischgebieten, nimmt aber im reinen *Pennisetum* wieder ab; *bufo* hat ihr Optimum offenbar in hoher Luftfeuchtigkeit, so in sumpfigem Gebiet, im Wald und am Waldrand. Wahrscheinlich sind alle drei *Leggada*-Arten tag- und nachtaktiv.

*Otomys tropicalis* (Otomyinae) ist wie *Dasymys* ein wühlmausähnlicher Typ und mit 150 bis 185 mm Kopfrumpflänge eine der größten Muriden des Gebietes. Der Schwanz erreicht mit 80 bis 110 mm nur knapp 60% der KRL. Der Rücken von *Otomys* ist braun gefärbt mit schwärzlicher Beimischung. Die Art ist polyphasisch tag- und nachtaktiv. Sie hat ihr Optimum im Grasbusch, ist aber auch im feuchteren Elefantengras oft anzutreffen.

*Dasymys incomtus*. Erwachsene Tiere messen ohne Schwanz 130 bis 165 mm. Der Schwanz ist immer kürzer, im Mittel 20 bis 30 mm, und seine Länge variiert von 110 bis 140 mm. Die Grundfärbung des Felles ist dunkelgrau und am Rücken mit brauner Beimischung. Die nachtaktive Art hat eine relativ weite ökologische Valenz und ist fast in allen Biotopen, mit Ausnahme des Waldes, zu finden, doch ist sie nirgends besonders häufig.

*Pelomys fallax*: Mit agutifarbenem Rückenfell, wohl nahe verwandt mit *Lemniscomys* und *Mylomys*, hat eine Kopfrumpflänge von 125 bis 175 mm und eine Schwanzlänge von 120 bis 160 mm. Der Schwanz ist immer kürzer als K+R, im Mittel 15 bis 25 mm. Abgesehen von Wald, sumpfigem Gebiet und Feuchtigkeitsgebüsch, also Gebiete mit hoher Luftfeuchtigkeit, ist die tagaktive *Pelomys* fast überall, doch nur selten wo gehäuft anzutreffen.

*Mastomys coucha*, wohl die bekannteste Muride Afrikas, ist ein hier in der Regel dunkelgrau (manchmal auch bräunlichgrau) gefärbtes, rein nächtlich lebendes Tier. Es tritt nur an manchen Stellen auf, so besonders im trockenen Grasbusch, der offenbar seinem Optimum entspricht und ist dort stellenweise häufig. Die Kopfrumpflänge adulter Tiere beträgt 105 bis 150 mm, die Schwanzlänge 95 bis 130 mm. Der Schwanz ist immer und rund 20 mm kürzer als Kopf und Körper.

*Thammomys surdaster*, ein in Bäumen und Sträuchern lebendes nachtaktives Tier mit sehr langem Schwanz, kommt entsprechend seiner vorwiegend kletternden Lebensweise



fast nur in Gebüsch, Gehölzen und an Waldrändern vor. Die Kopfrumpflänge adulter Tiere variiert von 100 bis 125 mm, die Schwanzlänge von 140 bis 185 mm. Das Rückenfell ist bräunlich gefärbt, der Bauch nahezu rein weiß.

*Hybomys univittatus* ist außerhalb des Waldes nur selten und dann im Feuchtbüsch anzutreffen. Die Art ist tagaktiv. Die variable Rückenfärbung ist ein schwer zu beschreibendes Schwärzlich-Braun, das auch ins Rostrote übergehen kann. Ein dunkler Aalstrich ist schwach ausgebildet. Die Bauchfärbung variiert noch mehr. Mit 115 bis 135 mm ist die Kopfrumpflänge erwachsener Tiere immer und im Durchschnitt rund 15 mm größer als die Schwanzlänge, die von 100 bis 125 mm variiert.

*Dendromus insignis* (Dendromyinae) führt eine vorwiegend kletternde Lebensweise bei weiter ökologischer Valenz. Man findet die überwiegend nachtaktive Art in nahezu allen Biotopen mit Ausnahme des Waldes. *Dendromus* ist am Rücken lichtbraun gefärbt und mit schwarzem Aalstrich versehen. Der Bauch ist hell bis weiß gefärbt. Die Kopfrumpflänge erwachsener Tiere beträgt 65 bis 90 mm, die Schwanzlänge 75 bis 100 mm. Der Schwanz ist immer und rund 15 bis 20 mm länger als Kopf und Körper.

*Rattus r. alexandrinus*. In der Umgebung von Lwiro scheint es nur diese Unterart zu geben (doch findet man in der Stadt Bukavu auch *R. r. frugivorus*); jedenfalls gehören mehr als 500 Individuen, die wir fingen, zu *alexandrinus*. Sie bewohnt Hütten und Häuser von Eingeborenen und Europäern. Kaum eine Eingeborenenhütte scheint frei von Ratten zu sein und *Rattus* ist wahrscheinlich der einzige Nager, der die Hütten ständig bewohnt. Allgemein lebt er vorwiegend im oberen Teil des Hauses, besonders im Dach, ist gelegentlich aber auch im Untergrund anzutreffen.

## IV. Populationsdynamische Studien

### 1. Fangtechnik

Die Fänge des Zeitraumes, über den hier berichtet wird, begannen am 20. Mai 1963 und endeten am 23. Mai 1966, gingen also über fast genau 36 Monate. Sie wurden dauernd und wo nötig regelmäßig durchgeführt. Dabei fingen wir im Untersuchungsgebiet nahezu 7000 Nager und Insektenfresser.

#### a. Fallenfänge

Von Totfallen verwendete ich nur Schlagfallen der deutschen Marke „Luchs“, die in Ostafrika und im Congo in der Metallausführung erhältlich ist. Sie erwies sich der Holzausführung als überlegen, da sie gegen Witterung und Transport weniger empfindlich ist.

Als bester Köder erwiesen sich Erdnüsse, die ich daher immer und überall verwendete. Versuche mit andern Mitteln (Maniok, Mais, Brot, Rauchfleisch) hatten keine besseren Fänge erbracht.

Die Fallen, meist ungefähr 100, wurden in Linien gesetzt. Grenzten Felder an ein Stück nicht bebauten Gebietes, so wurden die Fallen nur in der Nähe dieser Biotopgrenze gesetzt. Lag das Fanggebiet nicht direkt an Feldern, so wurden Fallenlinien hindurch gelegt. Der Abstand zwischen zwei Fallen betrug durchschnittlich 2,5 m. Fänge in einem bestimmten Gebiet dauerten meist 5 Tage. Kontrolliert — Fänge eingesammelt, zugeschnappte oder leergefressene Fallen neu gestellt — wurde täglich zweimal, und zwar morgens zwischen 7.30 und 8.30 Uhr und nachmittags zwischen 15 und 17 Uhr. — Während der 87 Fangperioden standen die Fallen in 25 verschiedenen Fanggebieten, von denen 18 mehr als einmal befangen wurden, die meisten vier- bis sechsmal in Abständen von durchschnittlich fünf Monaten. Der Verlauf der traplines wurde dabei möglichst genau eingehalten, d. h. die Fallen gleich wie beim vorigen Mal gesetzt.

### b. Einzäunungsfänge

Dies ist eine neue Methode zum Lebendfang von Kleinsäufern<sup>4</sup>. Einzäunungsfang bedeutet, kurz gesagt, Fang nach Einzäunung eines ausgewählten Gebietes mit Wellblechplatten und Niedermähen der gesamten Vegetation. Auf diese Weise wurden 34 000 qm Gelände von Nagerbiotopen gemäht und der Kleinsäugerbestand von mehr als tausend Tieren lebend gefangen.

## 2. Artenzusammensetzung und Populationsdichte in den Hauptbiotopen

Die nebenstehende Tabelle 1 beruht auf einer vorsichtigen Schätzung für den Anteil aller Kleinsäuger. Sie soll noch einmal die wichtigsten ökologischen Unterschiede zeigen. Elefantengras- und Grasbuschbestände sind die wichtigsten Zwischenfelddbiotope.

Tabelle 1

Geschätzter Anteil der Nager- und Spitzmausarten in den beiden häufigsten Biotopen im Anbaugebiet für die Jahre 1963 bis 1965

Art	<i>Pennisetum</i> -bestände	Grasbuschbestände
<i>Leggada triton</i> + <i>minutoides</i>	20%	20%
<i>Lophuromys aquilus</i>	17%	17%
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	18%	6%
<i>Praomys jacksoni</i>	8%	1%
<i>Lemniscomys striatus</i>	5%	13%
<i>Dasymys incomtus</i>	7%	9%
<i>Pelomys fallax</i>	3%	2%
<i>Otomys tropicalis</i>	4%	11%
<i>Mastomys coucha</i>	2%	5%
<i>Dendromys insignis</i>	9%	10%
<i>Thamnomys surdaster</i>	1%	1%
übrige Muriden	1%	1%
Spitzmäuse	5%	4%

Feuchtgebüsch und Bananenpflanzungen sind meist nicht dicht belegt, doch dominiert immer *Praomys jacksoni*, manchmal mit über 50% Anteil. Ähnlich ist es in den Galeriewaldstücken, wo ich Anteile von 47% für *Praomys*, 35% von *Hybomys* und 10% für *Lophuromys aquilus* errechnete.

Zur Bestimmung der Populationsdichte führte ich ausgiebige Erhebungen durch, deren Ergebnisse noch veröffentlicht werden sollen. Die Populationsdichte ist in den Zwischenfeldstücken — zweifellos dank des günstigen Nahrungsangebotes in den Feldern — sehr hoch. Sie beträgt dort (Mittel aus den drei typischen Biotopen) 1 Tier auf 27 qm, also 370 Tiere je ha.

In den Mischbeständen von *Pennisetum* und Grasbusch kommen gar auf 1 ha 454 (1 Tier auf 22 qm); in den schlechtest besetzten felderfernen Biotopen immer noch auf 1 ha 100 Tiere.

## 3. Jahreszeitlicher Verlauf der Fortpflanzung

### a. Einleitung

Wie sehr die Fortpflanzungszeiten der kleinen Nager von jahreszeitlichen Bedingungen abhängig sind, wissen wir aus den gemäßigten Klimaten der Erde, wo besonders die jährlichen Wechsel der Temperatur die primären Faktoren sind.

Den wenigen Arbeiten, in denen etwas über Fortpflanzungszeiten tropischer Nager steht, können wir entnehmen, daß auch sie jahreszeitlich beeinflusst sind, und man kann vermuten, daß sich mit stärkeren jahreszeitlichen Gegensätzen auch eine Fortpflanzungsperiodik ausbildet. Wichtig ist, zu wissen, daß die tropischen Jahreszeiten nicht oder wenig durch die Temperaturen, sondern durch die Niederschläge bestimmt werden.

<sup>4</sup> Genaueres bei DIETERLEN (in Vorb.): Eine neue Methode für Lebendfang und Dichtebestimmung von Kleinsäufern.

Aufgabe dieser Arbeit war es, festzustellen, ob eine Fortpflanzungsperiodik der Muriden der Anbauzone am Kivusee existiert und wie sie mit den Jahreszeiten in Zusammenhang zu bringen sei; beispielsweise auf direktem Wege, d. h. in direktem Zusammenhang von meteorologischen Faktoren und Fortpflanzung, bzw. indirekt, d. h. über die Auswirkungen des Wetters auf Vegetation, Nahrung, Biotop, menschliche Kulturen usw. (vgl. auch DIETERLEN, 1966 b). Sind ferner sog. innere Faktoren im Spiel, die durch äußere Ereignisse nicht zu erklären sind, gleich ob sie Verstärkung oder Verminderung der Fortpflanzungsaktivität bewirken? Schließlich: wie sehr wirken die Jahreszeiten überregional; wann und wo gibt es lokale Abweichungen?

### b. Das Klima der Kivuregion und des Untersuchungsgebietes

Zum Verständnis des Problems Fortpflanzung und Jahreszeiten bedarf es einer ausreichenden Kenntnis und deshalb einer genaueren Schilderung der Klimafaktoren.

Im Bereich des zentralafrikanischen Grabens berühren sich, wie schon erwähnt, die geographisch und klimatisch gegensätzlichen Großgebiete Congobecken und östliches Hochafrika.

Das Congobecken wird beherrscht von immerfeuchtem Klima mit gleichbleibend hoher Wärme, mit großen Niederschlagsmengen in weitgehend ausgeglichener Verteilung der Regen über das ganze Jahr hinweg. Die Folge ist ein immergrüner tropischer Regenwald, der das ganze Becken ausfüllt. Die jährlichen Niederschläge liegen zwischen 1500 und 3000 mm. Es gibt Gegenden mit niederschlagsarmen und -reichen Monaten, doch keinen Monat ohne Niederschlag; von einer Trockenzeit kann nicht gesprochen werden. Nach den Rändern des Beckens hin stellen sich regenarme Zeiten in den Monaten der flachsten Sonnenbahn ein, die in den Randgebieten südlich des Äquators zwischen ungefähr Juni und August und nördlich zwischen November und Januar liegen. Das bedeutet, daß dort durch die eingeschaltete Trockenphase *Jahreszeiten* (hygrische J.) auftreten. Die trockeneren Zeiten dauern um so länger, je weiter der Ort vom tropischen Beckenklima entfernt ist. Unter diesen Verhältnissen tritt dann auch der immerfeuchte Wald zurück und geht in diesem wechselseuchten Bereich in die Feuchtsavanne mit immergrünen Galeriewäldern entlang der Flüsse über.

Während die Randschwellen des Beckens im Norden und Süden fast ebenen Charakter haben und selten 1000 m übersteigen, erhebt sich im Osten aus einer mittleren Höhe von 600 bis 1000 m der Rand auf relativ kurze Distanz zu Höhen bis über 3000 m zur zentralafrikanischen Schwelle, wodurch sich auch die klimatischen Verhältnisse sehr rasch ändern. Das Hochland um den Kivusee, rund 1000 m über dem Congobecken gelegen, stellt in vieler Hinsicht einen Übergang zwischen den gegensätzlichen Klimaten im Westen und Osten her, wiewohl es entscheidend von einem ostafrikanischen Element, dem *Südostpassat* beeinflusst wird (VANDENPLAS, 1948). Diese horizontale, im Indischen Ozean entspringende Luftströmung bringt Niederschläge nur dort, wo sie durch ein kräftiges Relief zum Aufsteigen gezwungen wird, so im östlichen Tanzania und im südöstlichen Kenya. Im Bereich dieser Randschwellen liegen die jährlichen Regen meist zwischen 750 und 1250 mm, in einigen Gebieten auch darüber. Dem ebenen Hochland Ostafrikas bringt der Passat keine Niederschläge, sie sind daher bedeutend trockener, mit jährlichen Regemengen von weniger als 750 mm, und empfangen die Niederschläge größtenteils in der Periode der Zenitalregen, die den Gebieten mit passatischen Steigungsregen noch zusätzliche Niederschläge bringen. Auf weiten Flächen dehnt sich Dorn-Savanne als Dornbusch oder auch als dürrtiges Grasland mit niedrigen Akazien, sowie Kurzgrassteppe aus.

Verallgemeinernd kann man sagen, daß das eigentliche Hochland Ostafrikas eine große Trockenzeit hat, die 4 bis 8 Monate dauert und zwischen April und November liegt. Gegen den Äquator hin dauert sie kürzer, doch stellt sich hier im Januar eine sog. kleine Trockenzeit ein, wodurch die übrige Zeit des Jahres in die beiden Regenzeiten: kleine Regenzeit von Oktober bis Dezember, große Regenzeit von Februar bis Mai geteilt wird.

Besondere Verhältnisse hat die Umgebung des Victoriasees, dessen riesige Wasserfläche Klima und Vegetation beeinflusst. Hier erfährt der Südostpassat eine Stärkung, indem er vom See Feuchtigkeit aufnimmt. Weiter westlich über den Massiven von Rwanda und Burundi wird er allmählich zu weiterem Aufsteigen gezwungen, wodurch auch die Niederschlagsmengen zunehmen; doch erst die Höhen des Grabens am Kivusee bewirken stärkeres Aufsteigen, Kondensation des Wasserdampfes und Steigungsregen, die östlich des Sees je nach Höhenlage zwischen 1200 und 1800 mm Niederschlag bringen. Dann sinkt der Passat in den Kivugraben ab und steigt an der über 1500 m über dem See liegenden Barriere des Westrandes wieder in die Höhe unter noch stärkerer Niederschlagsbildung: Von 1200 bis weit über 2000 mm pro Jahr.

Tabelle 2

## Die Monate in der Reihenfolge der Niederschlagsmengen

1930 bis 1939: Niederschlagsmittel aus 2 INEAC-Stationen. 1955 bis 1964: Niederschlagsmittel aus 3 INEAC-Stationen. 20 Jahre: Mittlerer Niederschlag aus 20 Jahren. Ferner sind monatliches Mittel an Niederschlagstagen und eine Einteilung nach N.stufen angeführt.

Monat	1930 — 39	1955 — 64	20 Jahre	N.tage	N.stufe
April	222	196	209	24	III
März	182	206	194	24	
Dezember	166	204	185	24	
Oktober	178	189	184	23	
November	187	178	182	24	
Februar	200	160	180	21	
September	164	156	160	17	II
Januar	154	143	148	20	
Mai	129	116	123	17	
August	51	52	53	8	I
Juni	43	54	48	7	
Juli	24	25	25	5	

Das Kivuhochland hat ein gemäßigteres Klima, es ist bereits subtropischem Gebiet zuzurechnen (VANDENPLAS, 1948).

Klimatische Daten des Untersuchungsgebietes:

Da das Untersuchungsgebiet in Höhen zwischen 1650 und 1850 m Höhe liegt, ganz ähnlich wie die drei unteren Wetterstationen des landwirtschaftlichen Forschungsinstitutes INEAC, die nur 10 km südlich von Lwiro liegen und in ähnlichen Hanglagen situiert, wie sie auch die IRSAC-Gegend auszeichnen, wende ich die aus 20 Jahren (1930 bis 1939 und 1955 bis 1964/65) vorliegenden Niederschlagsdaten, ferner Temperaturdaten, auch auf mein Untersuchungsgebiet an.

Die insgesamt 4 Wetterstationen sind auf nur etwa 5 bis 6 km Entfernung Luftlinie von Osten nach Westen und bergaufwärts angeordnet und liegen in Höhen von 1703, 1730, 2055 und 2378 m. In der monatlichen Verteilung der Niederschläge differieren die beiden Gebiete von INEAC und IRSAC nur geringfügig, es ist jedoch sicher, daß die Gegend des INEAC im ganzen mehr Niederschläge empfängt als die des IRSAC (vgl. S. 14).

Nach den INEAC-Daten fallen in Höhenstufen von 1700 m etwa 1550 mm jährlicher Niederschlag, in 1800 m etwa 1635 mm, in 1900 m ungefähr 1720 mm, in 2000 m etwa 1805 mm und bei 2100 m rund 1890 mm.

Tabelle 3

## Niederschlags- und Regentagssummen der ausgeprägteren Jahreszeiten

	2. Hälfte Regenzeit			1. Hälfte Regenzeit		Trockenzeit		
	N.mm	N.tg		N.mm	N.tg	N.mm	N.tg	
Februar	180	21	Oktober	184	23	Juni	48	7
März	194	23	November	182	24	Juli	25	5
April	209	24	Dezember	185	24	August	53	8
Summen	583	68		551	70		126	20

Wichtigster Faktor für meine Untersuchungen waren die *monatlichen Niederschläge* in Gesamtmengen und Regentagen und ihre Verteilung über das ganze Jahr hinweg.

Aus den Tabellen 2 und 3 ist folgendes zu entnehmen: Feuchtester Monat im langjährigen Mittel ist mit einem gewissen Abstand der April, dann folgen mit nur geringen Abständen untereinander die anderen fünf regenreichen Monate. März und Februar bilden mit April zusammen die eine, Oktober, November und Dezember zusammen die andere Hälfte der Regenzeit des Jahres. Alle Regenmonate ordne ich der Niederschlagsstufe III zu, welche Monate mit mehr als 170 mm und mehr als 20 Regentagen einschließt. Zur Stufe II zähle ich die Übergangsperioden, Monate mit mehr als 100 mm und wenigstens 15 Regentagen. Es sind, wie der Januar, Zeiten, in die regelmäßig eine Periode geringeren Niederschlages fällt („kleine Trockenzeit“), oder es sind Übergangsperioden zur „großen Trockenzeit“ wie der Mai, oder von der Trockenzeit zur Regenzeit, wie der September. Die trockenen Monate der Stufe I setzen sich sehr klar ab von den Übergangsmonaten; ihre feuchteste Zeit, der August, geht im langjährigen Mittel nur knapp über die 50-mm-Grenze und erreicht acht Niederschlagstage. Man kann daher ganz eindeutig von drei Monaten Trockenzeit reden, auch wenn die internationale Norm dafür unter 50 mm liegt, d. h. nicht als Niederschlagsmonate eingestufte Perioden haben weniger als 50 mm.

Die Niederschläge fallen im Untersuchungsgebiet vorwiegend als Geländeregen (Stauungsregen) und als Konvektionsregen, so in der Trockenzeit, wo die meisten Niederschläge bei Gewittern niedergehen. Es kommt häufig vor, daß dabei 70 bis 90% des ganzen Monatsniederschlages von zwei oder nur einem Gewitter herrühren. Auch in den Übergangsmonaten, besonders im September, fallen nach meinen Beobachtungen die meisten Regen bei Gewittern. Gewitter sind auch in den Regenzeiten häufig, aber ihr Anteil an den monatlichen Niederschlägen scheint nicht gleichmäßig zu sein. Im regenreichen April 1964 z. B. (fast 260 mm) fielen die meisten Niederschläge ohne die geringste Gewittertätigkeit.

Sehr schwere Tagesniederschläge von mehr als 50 mm kommen jährlich etwa zweimal vor, nach den langjährigen Beobachtungen besonders gehäuft im März und April. Das Rekordmaximum zwischen 1955 und 1965 waren 88,5 mm an einem Tag im Oktober 1959. Der größte Niederschlag innerhalb einer Pentade wurde Mitte April 1966 mit 230,5 mm gemessen.

Abschließend wollen wir vorsichtig formulieren, daß die Zeit von September bis Mai im Hinblick auf die Niederschläge recht einheitlich ist und im ganzen als feuchte Periode bezeichnet werden kann, die in einer Zeit von wenigen Wochen im September einsetzt, meist im Januar einen Tiefstand erreicht und in der Regel im Mai in wenigen Wochen ausklingt, um in eine deutliche Trockenzeit überzuleiten.

*Die Temperaturen.*  
Nach Messungen in der Station Molehe (1730 m)

Tabelle 4

Schattentemperaturen der INEAC-Station Molehe (1730 m)  
in den einzelnen Monaten

Durchschnitt aus 6 Jahren 1959 bis 1964

Monat	Ø der tägl. Max.	Ø der tägl. Min.	Ø der mittl. Tagestemp.	Mittl. tägl. Amplitude
Januar	23,9	13,5	18,7	10,4
Februar	24,2	13,0	18,6	11,2
März	24,2	13,2	18,7	11,0
April	23,7	13,7	18,7	10,0
Mai	23,6	14,0	18,8	9,6
Juni	23,6	13,0	18,3	10,6
Juli	23,6	12,4	18,0	11,2
August	24,9	12,9	18,9	12,0
September	24,7	13,3	19,0	11,4
Oktober	24,0	13,2	18,8	11,2
November	23,7	13,0	18,5	10,7
Dezember	23,8	13,2	18,5	10,6
Jahresmittel	24,0	13,2	18,6	10,8

kann man auch für das Untersuchungsgebiet eine mittlere Jahrestemperatur von  $18,6^{\circ}\text{C}$  annehmen (Tab. 4). Das Mittel aus den Monatsmaxima beträgt dabei  $24,0^{\circ}\text{C}$ , das der Monatsminima  $13,3^{\circ}\text{C}$ , die jährliche Amplitude also  $10,7^{\circ}\text{C}$ . Die Schwankungen von Monat zu Monat sind sehr gering. Mit  $19,0^{\circ}\text{C}$  durchschnittlicher Tagestemperatur ist der September der wärmste, mit  $18,0^{\circ}\text{C}$  der Juli der kühlfte Monat. Das Mittel der Tagesmaxima liegt im August bei  $24,9^{\circ}\text{C}$  am höchsten, das der Minima von Mai bis Juli am niedrigsten. Durch die kühlen Trockenzeitnächte hat der Juli auch die durchschnittlich geringsten Minima mit  $12,4^{\circ}\text{C}$  gegenüber  $14^{\circ}\text{C}$  im Mai.

Tage ohne Sonnenschein sind sehr selten, völlig wolkenlose Tage nicht häufig. Für den Menschen sehr auffallend sind die Temperaturschwankungen während weniger Minuten bei raschem Wechsel von Sonnenschein und durch Wolken verdeckter Sonne. Diese Gegensätze sind meist subjektiv viel stärker als die Unterschiede zwischen Schatten- und Sonnenplätzen bei Sonnenschein.

Trübe regnerische Tage, manchmal 3 bis 4 aneinander, kommen ab und zu in der Regenzeit vor. In der Trockenzeit, besonders im Juli, kann der Himmel tage-, sogar wochenlang dunstig-trüb sein, bei stark verminderter Intensität und Dauer der Sonneneinstrahlung.

#### *Jahreszeitenverlauf von 1963 bis 1966*

Im Mittel des gesamten Niederschlages unterscheiden sich die drei Jahre wenig vom langjährigen Mittel von ca. 1710 mm. Sehr verschieden dagegen waren die einzelnen Jahre. 1963 lag mit 1902 mm weit über dem Durchschnitt, 1964 mit 1447 mm weit darunter und 1965 mit 1714 mm hatte ein normales Jahresmittel.

*Tabelle 5*

Monatliche Niederschläge in mm im langjährigen Mittel, für die Jahre 1963, 1964, 1965 und für 1966 bis einschl. Mai

Monat	langj. mm	1963 mm	1964 mm	1965 mm	1966 mm
I	147	239	120	99	164
II	180	102	182	111	236
III	194	250	100	243	313
IV	209	291	275	180	313
V	137	253	31	101	45 <sup>1</sup>
VI	48	16	65	54	—
VII	24	7	30	6	—
VIII	53	15	49	60	—
IX	160	149	63	190	—
X	185	98	168	238	—
XI	182	232	162	180	—
XII	185	252	202	252	—

<sup>1</sup> nur 1 Station

1963: Die „Kleine Trockenzeit“ fiel anstatt auf Januar, in den Februar. Die Regenzeit wurde ebenfalls einen Monat hinausgeschoben und endete nach sehr feuchtem Mai abrupt in den ersten Junitagen. Dann folgten bis Anfang September drei eindeutige Trockenzeitmonate. Der Oktober war viel zu trocken.

1964: In der ersten Regenperiode des Jahres war der März viel zu trocken. Die Trockenzeit

begann schon Anfang Mai, und anstelle der üblichen drei Monate folgte eine fünfmonatige Trockenzeit. Zwar lag das Monatsmittel im Juni und September über 50 mm Niederschlag, doch konnte dies den Gesamtcharakter dieser langen Trockenzeit nicht beeinflussen.

1965: In diesem Jahr wurde das aus den langjährigen Beobachtungen ermittelte Schema ungefähr eingehalten. So blieb die Regen- und Trockenperiode in ihren zeitlichen Grenzen und auch im Mittel ihrer Niederschläge.

Im Jahre 1966 brachten die ersten vier Monate, besonders der März und April Rekordmengen, während der folgende Mai bereits der Trockenzeit zugerechnet

werden konnte. — Hier muß jedoch bemerkt werden, daß besonders im April, dem regenreichsten Monat der letzten 12 Jahre, beträchtliche Unterschiede der Regenmenge sowohl in vertikaler Richtung auftraten, die das Maß der üblichen Unterschiede weit überschritten, wie auch in horizontaler Richtung. Die Höhenstufe über 2000 m bekam mit 437,3 mm Rekordniederschlag (Station Tshibinda), während das Mittel aus den zwei Stationen der 1700-m-Stufe (Nyamunyune: 155,7 mm, Molehe 222,5 mm) unter dem Aprildurchschnitt blieb; am 10 km nördlich davon gelegenen IRSAC verhielt es sich ganz ähnlich, nur bekam die 2000-m-Stufe etwa gleich wenig Niederschlag wie die 1700-m-Gegend.

### c. Bestimmungsmethoden der Fortpflanzungsaktivität

Es gibt verschiedene Methoden, Grad und Verlauf der Fortpflanzungsaktivität einer Art zu bestimmen. Bei den Männchen kann man ihn an Zustand und Größe der Testes zu ermitteln versuchen, bei den Weibchen am Zustand der Vulva, des Uterus und des Ovars, am Vorhandensein, Zahl und Größe von Embryonen und am Zustand der Zitzen. Schließlich auch an den nichterwachsenen Tieren, an Abfolge und Anzahl des Auftretens von jungen und halberwachsenen Individuen in den Fängen. Je länger und je mehr Tiere verschiedener Arten man fängt, desto mehr Methoden lassen sich verwenden, und von der Zahl und Sicherheit der Methoden wiederum kann abhängen die Genauigkeit der Aufschlüsse.

Bestimmung der Fortpflanzungsaktivität einer Population an den Männchen allein ist nicht möglich, da zumindest in tropischen Gebieten die Testes der Adulten vieler Arten auch in Zeiten weitgehender Fortpflanzungsruhe groß und aktiv bleiben können, wie eigene Untersuchungen und von DELANY (1964 a) und ROGERS BRAMBELL/DAVIS (1941) ergaben. Aus meinen Meßergebnissen der Teste von mehr als 150 Männchen aus mehreren Arten, bevorzugt in der Trockenzeit durchgeführt, kann ich entnehmen, daß diese Methode ein völlig unsicheres Verfahren ist.

PIRLOT (1954, 1957) hat allein nach der Jungtier-Anteil-Methode gearbeitet und, wie wir noch sehen werden, unzuverlässige Resultate erzielt.

Am meisten lohnt die Untersuchung der adulten Weibchen (S. 33), wobei schon äußerliche Feststellungen gute Aufschlüsse geben können, doch ist die Untersuchung des Uterus die sicherste Methode, nicht allein nur auf trächtig oder nichtträchtig, sondern auf die Erfassung aller möglichen Stadien, so auch auf resorbierte Embryonen (S. 31). An diese Methode hielt ich mich.

Das in Tabelle 6 gebrachte Material wurde drei Jahre lang gesammelt; es ist für jeden Monat hinreichend groß — im Mittel 189 adulte Weibchen — um diesen Zeitabschnitt zu charakterisieren.

Trächtig bedeutet hier, daß makroskopisch sichtbare Embryonen vorhanden waren, von denen ein Teil resorbiert sein konnte. Aber auch nichtsäugende Weibchen mit sämtlichen in Resorption befindlichen Foeten — dieser Anteil macht maximal 10% der trächtigen Tiere aus — zählte ich als fortpflanzungsaktiv, denn für die Bewertung einer bestimmten Jahreszeit ist primär das Trächtigwerden, nicht das Mißlingen einer Gravidität ausschlaggebend, das ja ganz verschiedene Ursachen haben kann und nur teilweise jahreszeitlich bedingt ist (S. 31). Es muß ferner bedacht werden, daß ein gewisser geringer Anteil der nichtträchtigen/nichtsäugenden Weibchen den trächtigen zugeschlagen werden müßte, da die nicht sichtbaren Anfangsstadien der Gravidität nicht erfaßt werden konnten. Ob die trächtigen Weibchen auch zugleich säugend waren, ist aus der Tabelle nicht zu ersehen. Unter „säugend“ werden hier nur makroskopisch als nicht-trächtig, aber eindeutig als säugend anzusprechende Weibchen (und damit als fortpflanzungsaktiv) verstanden, da diese ja vor kurzem selbst noch trächtig waren. Doch muß bemerkt werden, daß zweifellos mehr Weibchen säugend waren als angegeben, weil nicht immer der Zustand des Gesäuges notiert wurde; ferner war es nicht immer ein-

fach, zu entscheiden, ob ein Weibchen säugend war oder nicht, denn der Zustand der Zitzen variiert von Art zu Art sowohl bei Säugenden als auch bei Nichtsäugenden, wie ich bei einigen im Käfig züchtenden Arten beobachten konnte. So kann z. B. bei *Otomys*, *Dasymys* oder *Rattus* das Gesäuge derart offen liegen, daß man bestimmt annimmt, das Tier säuge, obwohl das nicht der Fall sein muß. Umgekehrt sind die Zitzen wirklich säugender Tiere bei manchen Arten wenig oder gar nicht prominent und sichtbar, so besonders bei *Lophuromys*.

#### d. Ergebnisse

*Besprechung der Befunde für alle Arten.* Wir wollen zunächst den Verlauf über die ganze Untersuchungszeit hinweg, also die Kurve in Abb. 2 und die Prozentzahlen in der letzten Spalte der Tab. 6 betrachten. — Vorab muß noch klargestellt werden, daß Höhen und Tiefen der Kurven allein über Schwankungen im Anteil der trächtigen — folglich adulten — Weibchen aussagen und nichts über die absolute Zahl der Weibchen und damit auch nichts über Populationswachstum oder -dichte.

Ein Ansteigen der Fortpflanzungskurve kann erstens bedeuten, daß die Pausen zwischen zwei Würfen bei vielen Individuen geringer werden und/oder zweitens, daß neue Generationen herangewachsen sind, deren Weibchen unter günstigen Bedingungen erstmals fortpflanzungsaktiv werden, was dann u. U. ein sprunghaftes Ansteigen der Kurve zur Folge haben kann. Die Schwankungen der Kurve sind also zugleich Maßstab für die Wurffolgendichte (bei einer gerade  $\pm$  konstant bleibenden Population) und für den relativen Anteil der Weibchen an der Fortpflanzung (bei einer sich gerade stärker verjüngenden Population adulter Tiere).

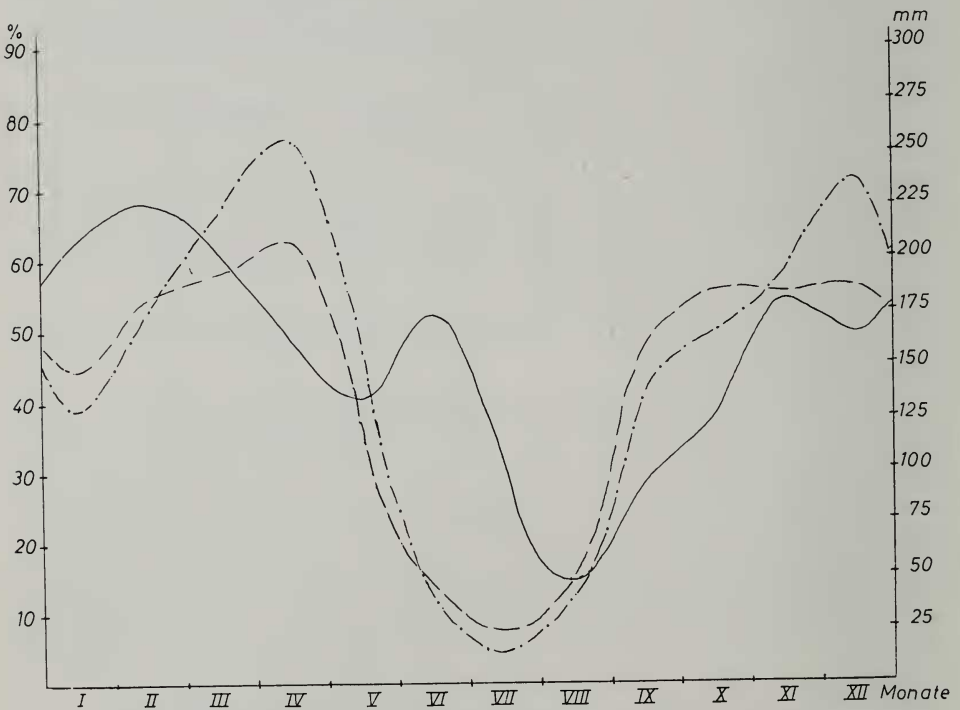


Abb. 2. Verlauf der Fortpflanzung aller Arten (ohne *Rattus*), ausgedrückt im Prozentsatz der fortpflanzungsaktiven Weibchen (—), im Vergleich zum Mittel der Niederschläge (mm) im Untersuchungszeitraum von 37 Monaten (— · — · —) und zum langjährigen Mittel der Niederschläge (— — — —)



*Im Spätherbst 1966 erschien*

# BIOLOGIE DER MEERESHÖHLEN

TOPOGRAPHIE, FAUNISTIK UND ÖKOLOGIE  
EINES UNTERSEEISCHEN LEBENSRAUMES  
EINE MONOGRAPHIE

Von Dr. RUPERT RIEDL

a. o. Professor am I. Zoologischen Institut der Universität Wien

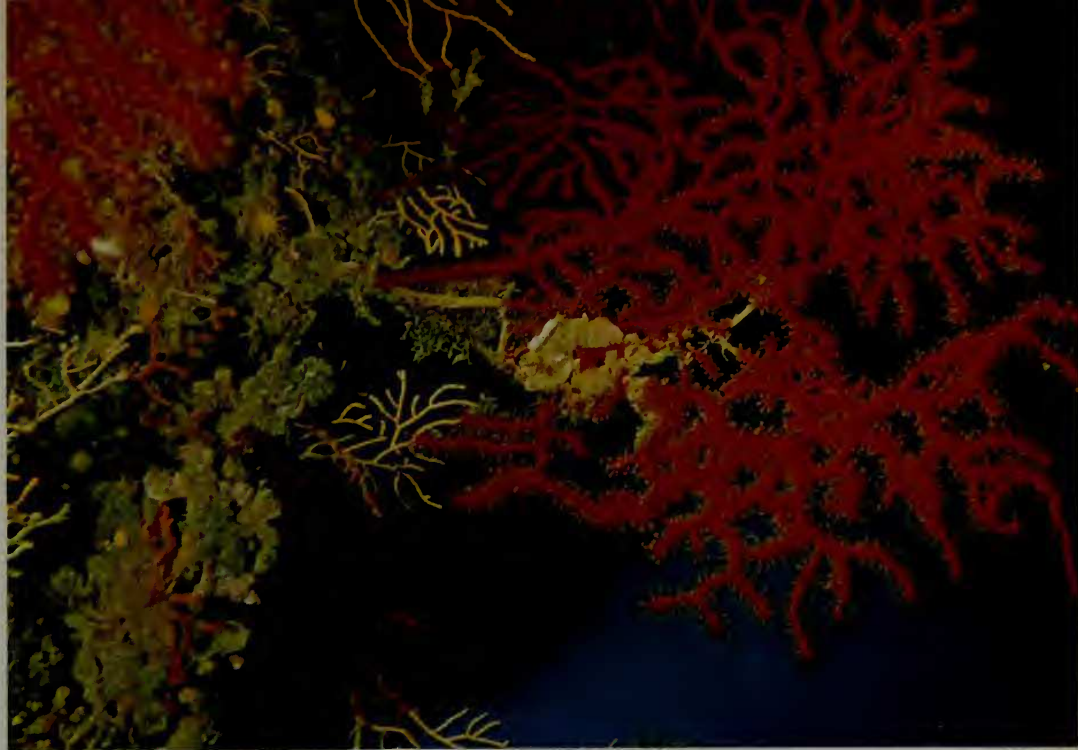
1966 / 636 Seiten mit 350 Abbildungen, davon 22 farbig auf Tafeln,  
und 30 Tabellen / Ganz auf Kunstdruckpapier / Ganzleinen 186,- DM

## INHALTSÜBERSICHT

EINFÜHRUNG .. .. .	15
<b>I. PROBLEME UND METHODEN .. .. .</b>	<b>19</b>
A. Die Problemstellung .. .. .	19
1. Die Ausgangspunkte der Problemstellung 19 – 2. Die Arbeitshypothesen 25	
B. Die Höhlenuntersuchungen .. .. .	27
1. Die österreichische Tyrrhenia-Expedition 1952 27 – 2. Die weiteren Untersuchungen 45	
<b>II. DIE TOPOGRAPHIE DER HÖHLEN .. .. .</b>	<b>51</b>
A. Das Felslitoral .. .. .	51
1. Das Vorkommen und die Grenzen des Felslitorals 52 – 2. Die Veränderungen und die Gliederung des Felslitorals 57	
B. Das Höhlenvorkommen .. .. .	67
1. Über die Häufigkeit der Meereshöhlen 67 – 2. Größen und Grenzfälle 76 – 3. Das Werden und Vergehen der Höhlen 83	
C. Die Typen der Höhlen .. .. .	94
1. Die Gestaltungsmerkmale der Höhlentypen 94 – 2. Die Tiefenlage des Höhleneinganges 100 – 3. Die innere Gliederung der Höhlen 105	
D. Topographische Definition der Meershöhlen .. .. .	107

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

<b>III. DIE BEWOHNER DER HÖHLEN</b> .. .. .	109
A. Die Flora .. .. .	109
1. Algen 110 – 2. Pilze und Blütenpflanzen 119	
B. Die Fauna .. .. .	120
1. Einzeller, Schwämme und Nesseltiere 121 – 2. Die Gruppen der Würmer 144 – 3. Die Gliederfüßer 157 – 4. Die übrigen Wirbellosen 174 – 5. Die Wirbeltiere 192	
C. Faunistische Vergleichsfragen .. .. .	199
1. Übersicht der faunistischen Erfassung 200 – 2. Umfang und Grenzen der echten Höhlenarten im Meere 211	
D. Faunistische Definition der echten Meereshöhle .. .. .	242
<b>IV. DIE ANORDNUNG DER HÖHLENBESIEDLUNG</b> .. .. .	244
A. Die Faunenordnung einer typischen Höhle .. .. .	244
1. Die Zonierung oder die Faunenstaffelung einer Höhle 245 – 2. Substratneigung und Faunenverteilung (Decken, Wände und Böden) 258	
B. Die Faunen verschiedener Höhlen .. .. .	264
1. Die Bedeutung der Wassertiefe 264 – 2. Die Bedeutung der Höhlengröße 273 – 3. Die Bedeutung der Höhlengestalt 283	
C. Die zeitlichen und geographischen Faunenänderungen .. .. .	303
1. Die kleinräumigen Faunenänderungen 304 – 2. Die regionalen Faunenunterschiede 324	
D. Ökologische Definition der Seehöhle .. .. .	327
<b>V. DIE FAKTOREN DER HÖHLENBESIEDLUNG</b> .. .. .	328
A. Die anorganischen Faktoren .. .. .	329
1. Die Bedingungen der Lichtexposition 330 – 2. Die Wirkungen der Lichtexposition 337 – 3. Die Bedingungen der Bewegungsexposition 349 – 4. Die Wirkungen der Bewegungsexposition 356 – 5. Die Merkmale von Substrat und Wasserkörper 367	
B. Die organischen Faktoren .. .. .	369
1. Die Raumkonkurrenz 369 – 2. Die Bedingungen des Benthos 371 – 3. Die Bedingungen des Wasserkörpers 384	
C. Die Verhaltensweisen der Höhlenbewohner .. .. .	394
1. Die Stufen der Substratbeziehung 395 – 2. Die Grade der Höhlenbeziehung 399 – 3. Die Ursachen der Höhlenbeziehung 412	
D. Funktionelle Definition der Seehöhle .. .. .	417
<b>VI. DIE HÖHLENFAUNA ALS SYSTEM</b> .. .. .	419
A. Methoden und Begriffe .. .. .	420
1. Die allgemeinen Prinzipien 420 – 2. Die ökologischen Einheiten und die Systembedingungen 422	
B. Die Ausprägung der Assoziationen .. .. .	427
1. Die Gruppeneinheiten und ihre Grenzen 427 – 2. Gefügeteile und „Summarische Umwelt“ 437 – 3. Die Bindungsweisen der Assoziationsteile 445	
C. Die Geschlossenheit der Assoziationen .. .. .	462
1. Der Nahrungskreislauf 462 – 2. Der Austausch mit benachbarten Lebensräumen 465 – 3. Der Wechsel der Lebensräume 468	
D. Ursachen und Wirkungen der Assoziierung .. .. .	475
1. Die exogenen Faktoren 475 – 2. Die endogenen Faktoren 483 – 3. Die historischen Faktoren der Höhlenbesiedlung 491	



Tafel Va (oben): Hornkorallen-Bestände an tieferer Steilwand. 80-cm-Ausschnitt einer Wandkante in 30 m Tiefe. Die korallrote *Paramuricea chamaeleon* teils bewachsen von Schwämmen, Bryozoen und Salmacinen, gelb die zartere *Eunicella cavolinii*, teils überzogen von dem roten *Parerythropodium coralloides*, an der Wand Kalkalgenkrusten und die gelben Sternchen

*Fortsetzung der Tafelerklärung*

von *Leptopsammia pruvoti*, das Substrat ist von knolligen, teils abgestorbenen Bryozoen- und Corallinen-Krusten überzogen, die von endolithischen Algen befallen sind; Prvić (Abb. 11, Nr. 51. Phot. SVOBODA, Lampenblitz/Perutz C 18).

*Tafel Vb* (unten): Exponierter Hydroidenbestand im extremen Phytalschattengebiet. 7-cm-Ausschnitt eines hängenden Wandteiles in 1 m Wassertiefe. *Aglaophenia tubulifera* mit reifen Corbulae (zwei rechts im Bilde deutlich), halblinks die zarteren Plumularien-Fiedern, auf Krusten junger Thalli der grünen *Zanardinia* und des rosafarbenen *Pseudolithophyllum*; Vrbnik (Abb. 125 A. Phot. SVOBODA, Lampenblitz/Perutz C 18).

E. Biocoenotische Definition der Seehöhle .. .. .	495
<b>VII. DIE HÖHLE ALS TEIL DES LITORALSYSTEMS</b> .. .. .	<b>497</b>
A. Die Herleitung der Höhlenfauna .. .. .	497
1. Methoden und Begriffe 498 – 2. Die Anpassungsreihen 503 – 3. Die Lebensform-Typen 507 – 4. Die Lebensort-Typen 514 – 5. Die Theorie oder die Ursachen der Lebensort-Typen 526 – 6. Anhang 532	
B. Die Gliederung des Litoral-Systems .. .. .	536
1. Die Primärfaktoren 537 – 2. Die Stufen des Litoral-Systems 554 – 3. Die Landschaften des Litorals-Systems 563	
C. Systematische Definition der Seehöhle .. .. .	577

Mit diesem Werk ist eine neue Form der Monographie eines marinen Lebensraumes geschaffen worden. Sie beruht auf den Methoden und Ergebnissen der „neuen Litoralforschung“, deren biologische Untersuchungen mit Hilfe der Taucherei den engsten Kontakt mit dem Milieu der Organismen anstreben und zu unmittelbarer Anschauung des Meeresgrundes geführt haben. Die bisher so gut wie unbetretenen Seehöhlen sind durch ihre Geschlossenheit für diese Untersuchungen besonders geeignet und ermöglichen bereits eine spezielle Monographie über ein Gebiet, das bislang als völliges Neuland galt.

Den Ausgangspunkt dieser Forschungen bildeten mehrfache Expeditionen und nachfolgende Untersuchungen des Verfassers und seiner Mitarbeiter sowie verschiedene unterseeische Höhlenstudien kroatischer, italienischer und französischer Schulen. Sie haben aus einem zuvor gänzlich unerforschten einen der bestbekanntesten Lebensräume des Mediterrans gemacht und zudem eine Brücke zwischen Meereskunde und klassischer Höhlenforschung geschlagen. Die Entdeckung einer neuen Einwanderungspforte, durch die Meerestiere ins unterirdische Süßwasser der Kontinente eindringen, die Feststellung von fast 1000 Meerestierarten im Höhlengebiet, insbesondere von Formen aus großen Meerestiefen im finsternen Seichtwasser, die Konfrontation mit stammesgeschichtlichen Reminiszenzen in der heutigen Tierverteilung, die Aufdeckung neuer Lebensform-Typen sowie neue Einsichten in den Mechanismus und in die Herkunft der Lebensgemeinschaften und nicht zuletzt ein besseres Verständnis für die Organisation der Küstengebiete überhaupt, verbunden mit dem Nachweis eines erfolgreichen Zusammenwirkens von Ökologie, Faunistik und maritimer Klimatologie, von Geomorphologie, Hydrodynamik und Meeresbotanik durch gemeinsame Anschauung der Erscheinungen am Seeboden, sind die wichtigsten Ergebnisse. Mehr als 300 Textabbildungen und 16 einzigartige Farbtafeln geben einen vorzüglichen Eindruck von Lage, Größe und Struktur der behandelten Meereshöhlen, von den Verfahren und den Schwierigkeiten ihrer Erforschung sowie von dem faszinierenden Artenreichtum ihrer Bewohner.

Durch die Fülle der mitgeteilten Forschungsergebnisse und der ihnen zugrundeliegenden neuartigen Untersuchungsmethoden ist das Werk von elementarer Bedeutung für die Meeresbiologie im weitesten Sinne, für Geologie, Klimatologie und Hydrodynamik, für Aquarien, zoologische Museen und Präparatoren. Darüber hinaus wird es wegen seiner großen Anschaulichkeit lebhaftes Interesse bei Tierhändlern und Sammlern, Tauchern und Fischern finden sowie bei allgemein an der Natur Interessierten.

Von Dr. RUPERT RIEDL erschien ferner:

## **Fauna und Flora der Adria**

Ein systematischer Meeresführer für Biologen und Naturfreunde. In internat. Gemeinschaft zahlr. Meeresbiologen bearb. und hrsg. von Univ.-Doz. Dr. RUPERT RIEDL, Wien. 1963 / 640 Seiten mit 2590 Abb., z. T. farbig, im Text und auf Tafeln / Leinen 58,- DM / Kartonierte Studienausgabe ohne Farbtafeln 46,- DM

Dieser Meeresführer bedient sich eines neuen, Leitzahlen benutzenden Übersichtssystems. 1500 Arten werden auf diese Weise mit 30 000 Merkmalen geordnet. Das Buch ermöglicht es, auch die nicht behandelten Arten nach ihrer Gruppenzugehörigkeit zu bestimmen. Über 2500 Abbildungen fassen jeweils die systematischen Gruppen zusammen. Bei aller Wissenschaftlichkeit bewahrt das Buch den Charakter eines Feldführers

---

## **Die Unterwasserfauna der Mittelmeerküsten**

Ein Taschenbuch für Biologen und Naturfreunde. Von Prof. Dr. WOLFGANG LUTHER und Dr. KURT FIEDLER, Darmstadt. 1961 / 253 Seiten und 46 Tafeln / 500 Abb., davon 300 farbig, im Text und auf Tafeln / 2 doppelseitige Unterwassertafeln / Leinen 28,- DM

## **Das Meer—der größte Lebensraum**

Eine Einführung in die Meereskunde und Meeresbiologie. Von R. E. COKER. Aus dem Engl. übersetzt und bearb. von Dr. IRMTRAUT und Dr. GOTTHILF HEMPEL, Hamburg. 1966 / 211 Seiten mit 136 Abb. im Text und auf 16 Tafeln / Leinen 28,- DM

## **Die Fische**

Eine Naturgeschichte für Sport- und Berufsfischer, Aquarianer, Biologen und Naturfreunde. Von J. R. NORMAN. In zweiter engl. Ausg. bearb. von P. H. GREENWOOD, D.Sc. Deutsche Ausg. bearb. und erweit. von Dr. KARL HEINZ LÜLING, Bonn. 1966 / 458 Seiten mit 21 Abb. auf Tafeln und mit 393 Zeichnungen von W. P. C. TENISON / Leinen 44,- DM

## **Riesenfische, Wale und Delphine**

Ein Taschenbuch für Biologen, Sport- und Berufsfischer und für Naturfreunde. Von J. R. NORMAN und F. C. FRASER, D.Sc. Aus dem Engl. übersetzt und bearb. von Dr. GERHARD KREFFT und Dr. KURT SCHUBERT, Hamburg. 1963 / 341 Seiten mit 119 Abbildungen / Leinen 24,- DM

## **Geheimnisvoller Delphin**

Eine Studie. Von HENRY CHAPIN. Aus dem Amerik. übersetzt von CHRISTA LÜBBEN. 1965 66 Seiten mit 15 Abb. im Text und auf 6 Tafeln / Leinen 14,80 DM

## **Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung**

Neue Folge. Erscheint 1966 im 18. Jahrgang. Hrsg. von Prof. Dr. ADOLF BÜCKMANN und Prof. Dr. ULRICH SCHMIDT, Hamburg. Schriftleitung: Prof. Dr. ADOLF BÜCKMANN, Hamburg. Jährlich 2 Hefte mit wechselndem Umfang in zwangloser Folge / 4 Hefte bilden einen Band von höchstens 24 Druckbogen / Abonnementspreis je Druckbogen (16 Seiten) etwa 5,- DM, zuzüglich Versandkosten

ZU BEZIEHEN DURCH IHRE BUCHHANDLUNG:

Tabelle 6

Fortpflanzungsverlauf von Monat zu Monat, ermittelt am Fortpflanzungszustand aller adulten Weibchen aller Muridenarten (mit Ausnahme von Rattus) im Untersuchungsgebiet von Mai 1963 bis Mai 1966

Aktiv bedeutet entweder trächtig (und evtl. zugleich säugend) oder säugend (aber nicht trächtig), weiteres dazu im Text. Nichtaktiv bedeutet nichtsäugend und nichtträchtig.

Monat insges.	insgesamt adulte ♀♀ n =	Monat / einz. Jahr		Fortpflanzungszustand			Anteil der Aktiven am Ges.fang	Mittel der Anteile der jew. Monate
		adulte ♀♀ n =	aktiv trächt.	säug.	nicht aktiv			
I	146	1964	43	20	4	19	56 %	63,0 %
		1965	48	32	1	15	69 %	
		1966	55	31	4	20	64 %	
II	208	1964	70	35	6	29	59 %	67,7 %
		1965	94	59	1	34	64 %	
		1966	44	35	—	9	80 %	
III	243	1964	78	39	5	34	56 %	61,3 %
		1965	118	77	9	32	73 %	
		1966	47	19	7	21	55 %	
IV	181	1964	60	28	6	26	57 %	49,3 %
		1965	85	29	15	41	52 %	
		1966	36	12	2	22	39 %	
V	198	1963	20	12	2	6	70 %	40,7 %
		1964	97	28	16	53	45 %	
		1965	39	4	2	33	15 %	
		1966	42	14	—	28	33 %	
VI	184	1963	28	16	2	10	64 %	52,3 %
		1964	111	45	4	62	44 %	
		1965	45	17	5	23	45 %	
VII	204	1963	49	15	7	27	45 %	31,0 %
		1964	124	22	2	100	19 %	
		1965	31	9	—	22	29 %	
VIII	232	1963	25	4	—	21	16 %	14,5 %
		1964	80	11	4	65	19 %	
		1965	127	11	—	116	8,5 %	
IX	198	1963	41	12	3	26	36,5 %	28,5 %
		1964	71	9	1	61	14 %	
		1965	86	25	5	56	35 %	
X	145	1963	51	19	1	31	39 %	37,3 %
		1964	50	14	1	35	30 %	
		1965	44	17	2	25	43 %	
XI	173	1963	44	14	5	25	43 %	54,7 %
		1964	76	39	—	37	51 %	
		1965	53	36	1	16	70 %	
XII	150	1963	11	4	—	7	36,5 %	49,5 %
		1964	77	37	3	37	52 %	
		1965	62	33	4	25	60 %	
		2262	Jahresmittel: 45,8 %					

Ein Anstieg nach einem längeren Fortpflanzungstief bedeutet, daß mangels Nachwuchses die älteren adulten Weibchen einen Wurf setzen und viele möglichst gleich anschließend noch einen zweiten usw., wenn der Anstieg anhalten soll. Werden die Wurfpausen größer, wird auch die Kurve flacher, denn ehe nicht die neue Generation

geschlechtsreif wird, sind es immer noch dieselben adulten Weibchen, die die Fortpflanzung bestreiten.

Man kann das Jahr zunächst einfach in zwei Abschnitte einteilen: Die Zeit, die über dem Jahresmittel von ca. 46% liegt, das sind die Monate November bis Juni und die unterdurchschnittlichen Monate Juli bis Oktober. Ein Niveau hoher Fortpflanzungstätigkeit wird von Januar bis März gehalten (64%), dann folgt bis Mai ein kontinuierlicher Abfall auf 40%, zum Juni ein sehr bemerkenswerter Anstieg auf 52% und dann erneut regelmäßiges Absinken auf den Jahrestiefpunkt im August mit 14,5%. Bis zum November erfolgt dann ein dreimonatiges gleichmäßiges Ansteigen auf 55%, sodann zum Dezember hin ein leichter Rückgang, und schließlich wird zum Jahresanfang wieder das hohe Januar-März-Niveau erreicht. Klare Verhältnisse zeigt der Verlauf also von Januar bis März und von Juni bis November.

Nun ein Vergleich des *Verlaufs in den einzelnen Jahren* (vgl. Kurven in Abb. 5 bis 8), allerdings sind nur 1964 und 1965 vollständig. Die Januar-März-Periode ist in allen Jahren etwa gleichartig hoch, nur liegt sie 1964 bei 57%, 1965 dagegen bei 69%, 1966 bei 66% jedoch mit großen Schwankungen. Während 1964 das hohe Niveau bis zum April hin anhielt und zum Mai nur langsam abfiel, erfolgte 1965 von März bis Mai ein Abstieg von 73 auf 15%; 1966 war der Höhepunkt schon im Februar mit 80% erreicht, doch war der Abstieg bis Mai (33%) weniger drastisch als 1965. Der Mai ist (auch niederschlagsmäßig) der Monat der größten Gegensätze: Während die Fortpflanzungsaktivität 1963 bei 70% liegt und im Jahr darauf nur bei 45%, hat sie 1965 mit 15% fast den Minimalpunkt erreicht. Bezeichnend für den Juni ist eine hohe Aktivität. 1963 und 1964 gab es nur einen geringen Abfall vom Mai her, 1965 dagegen einen Wiederanstieg, so stark, daß er das Gesamtergebnis des Juni (1963 bis 1965) über das des Mai erhebt.

Nahezu gleichartig war in allen drei Jahren das starke Nachlassen der Fortpflanzung bis August. 1963 lag der Tiefpunkt in diesem Monat, 1964 im September, 1965 wieder im August. Ebenso klar wie der Abfall zum Jahresminimum ist in allen Beobachtungsjahren der Wiederanstieg von September bis November, ferner die Verflachung der Kurve im Dezember, vor dem stärkeren Anstieg zum Januar.

Für 1963 ist bezeichnend: Verhältnismäßig steiler Abfall vom Juli zum Augustminimum und dann ebenso rascher Anstieg zum September und Weiteransteigen zum Januar-März-Niveau. Während der Zeitraum minimaler Fortpflanzungstätigkeit (unter 35%)<sup>5</sup> 1963 nur etwa zweieinhalb Monate dauert, erstreckt er sich 1964 über vier Monate von Juli bis Oktober. In zweieinhalb Monaten verdoppelt sich dann (bis Januar 1965) die Fortpflanzungsrate auf fast 70%. Auf das relativ lang dauernde Tief folgt also recht rasch ein sehr hochliegendes Hoch. Man ist versucht, aus dem Hoch von 1965 und dem Absturz zum Mai zu schließen, daß ein Abfall um so rascher und tiefer geht, je höher die Hochperiode war, was jedoch im Frühjahr 1966 nicht bestätigt werden konnte. Umgekehrt könnte ein Ansteigen aus einem besonders tiefen und/oder langdauernden Tief auf ein um so höheres und/oder länger dauerndes Hoch führen, z. B. von 1964 auf 1965. Ferner könnte ein niederes Hoch nicht so rasch und intensiv in ein Tief fallen wie im ersten Halbjahr 1964 oder ein Wiederanstieg aus einem kurzdauernden Tief könnte in der Regel nur langsam und ungleichmäßig zum Niveau des nächsten Jahres führen, wie 1963/64.

#### *Verlauf bei den einzelnen Arten* (s. Tab. 7 und Abb. 3 und 4)

Zunächst sei auf die teilweise enormen Unterschiede hingewiesen, die zwischen den einzelnen Formen in der Fortpflanzungsleistung im gesamten Jahresverlauf bestehen. So

<sup>5</sup> Vorläufig bezeichne ich minimale Fortpflanzung als unter 35% liegend, mittlere von 35 bis 55% (Jahresmittel bei 45%) und hohe ab 55%.



genügt offenbar den *Leggada*-Arten ein Jahresdurchschnitt von 31 %, während *Otomys* (vgl. Tab. 10) 91,5 % benötigt, um bestehen zu können. Darauf soll noch einmal eingegangen werden.

*Lophuromys aquilus*: Rund 4 bis 5 Monate — Mai bis September — liegt die Fortpflanzungsrate unter 35 %. Zur Fortpflanzung kommen offenbar nur unter günstigen Bedingungen lebende Tiere, gleichzeitig wird der Bestand durch Folgen der Trockenzeit dezimiert. Der Anstieg auf das Oktober-Dezember-Niveau dürfte dadurch bedingt sein, daß die meisten Weibchen (mit Ausnahme der in der Trockenzeit geborenen) ihren ersten Wurf nach dem Minimum entweder tragen oder eben erst gesetzt haben. Die Verflachung der Kurve im Januar kommt wohl durch eine die meisten Weibchen betreffende Wurfpause zustande und der Wiederanstieg zum Februar-März-Niveau, dem Jahresgipfel, durch die zunehmende Beteiligung der in den vergangenen Monaten gehäuft geborenen Tiere, ferner der meisten älteren Tiere, die nun mindestens 9 Monate alt sind. Diese älteren dürften nun seit Oktober ihren zweiten bis dritten, die vom Juli bis September geborenen ihren zweiten Wurf tragen und die aus der Zeit Oktober-Dezember stammenden Weibchen nun erstmals trächtig sein. Ab März scheint die Aktivität erschöpft zu sein. Entweder legen nun alle eine Wurfpause ein (natürlich nie genau synchron), ehe sie noch ein-, höchstens zweimal werfen oder ein größerer Teil stellt bereits jetzt die Fortpflanzung ein, während ein anderes (Tiere von Januar bis März?) voll aktiv bleibt. Der Gesamtverlauf von *Lophuromys* ist höchst einfach, einfacher als bei den meisten andern Arten, die im Juni noch einen stärkeren Wiederanstieg der Fortpflanzung erleben. Ähnliches kann auch bei *Lophuromys* vorkommen (Tabelle 8). So war 1965 ein geringes Aufleben der Fortpflanzungsaktivität im Juni/Juli zu verzeich-

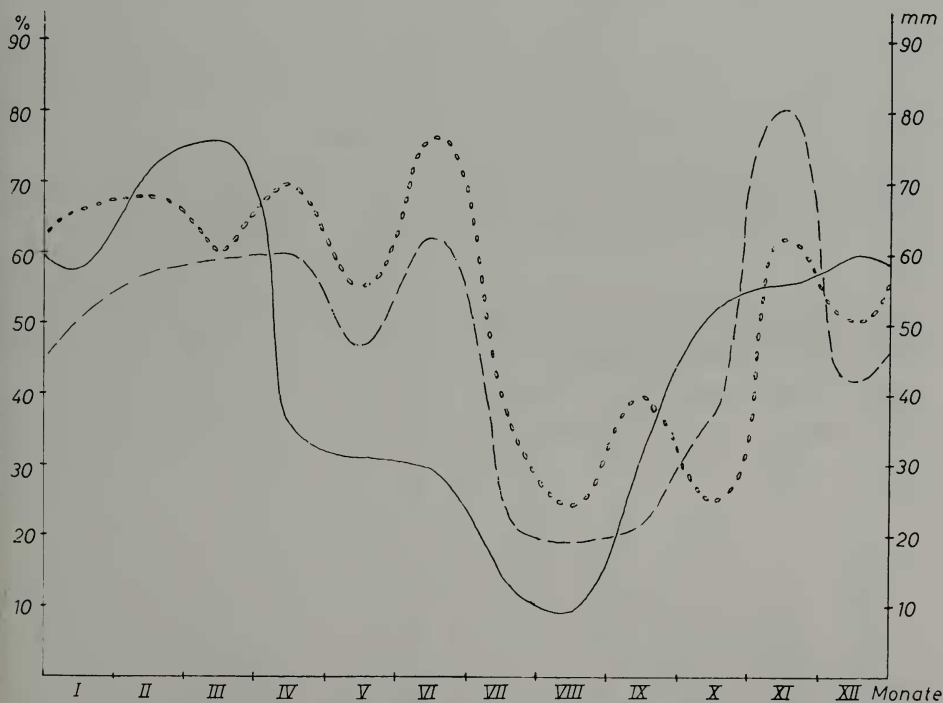


Abb. 3. Jahreszeitlicher Verlauf der Fortpflanzung (Prozentsatz der aktiven Weibchen) bei den in den Fängen drei häufigsten Arten *Lophuromys aquilus* (—), *Oenomys hypoxanthus* (---) und *Praomys jacksoni* (o o o). Errechnet aus 37 Monaten von Mai 1963 bis Mai 1966

Tabelle 7

## Jährlicher Fortpflanzungsverlauf bei den sechs häufigsten Muriden-Formen.

n = Gesamtzahl der gefangenen adulten Weibchen. f. akt. = Anteil der fortpflanzungsaktiven Weibchen in %. Januar bis April der Jahre 1963—1966. Mai 1963—1966. Juni bis Dezember der Jahre 1963—1965.

Monat	<i>Lophuromys</i>		<i>Oenomys</i>		<i>Praomys</i>		<i>Lemniscomys</i>		<i>Leggada tr.lmin</i>		<i>Dasymys</i>	
	n	f.akt.	n	f.akt.	n	f.akt.	n	f.akt.	n	f.akt.	n	f.akt.
I	47	57,3 %	20	50 %	15	66 %	17	70 %	15	80 %	4	100 %
II	74	71,7 %	42	57 %	38	68 %	14	71 %	5	60 %	15	87 %
III	56	76,0 %	29	59 %	50	60 %	16	62,5 %	19	37 %	14	64 %
IV	62	36,7 %	30	60 %	43	70 %	13	15 %	9	22 %	9	78 %
V	82	31,0 %	34	47 %	22	55 %	17	47 %	20	20 %	8	62,5 %
VI	72	29,7 %	32	62,5 %	13	77 %	16	56 %	18	50 %	11	82 %
VII	70	14,7 %	28	25 %	23	39 %	25	40 %	27	30 %	9	45 %
VIII	76	9,3 %	36	19 %	29	24 %	35	9 %	24	0 %	16	19 %
IX	72	32,7 %	36	22 %	20	40 %	23	13 %	10	0 %	7	14 %
X	59	52,0 %	27	37 %	12	25 %	20	25 %	4	25 %	5	0 %
XI	58	56,0 %	21	81 %	24	62,5 %	20	30 %	11	31 %	14	29 %
XII	57	60,0 %	19	42 %	10	50 %	29	59 %	7	14 %	10	80 %
Summe	785		354		297		245		169		122	
J.Mittel		43,9 %		46,8 %		53,0 %		41,5 %		31,5 %		55,0 %

nen, und dem hohen Wert des Mai 1963 könnte ein geringer im April vorangegangen sein. In allen Jahren ganz eindeutig ist der starke Abfall vom März zum April und in der Summe der Jahre eine Verflachung des Abfalls von April bis Juni. Die Jahresminima liegen im Juli oder August. Dann setzt die Vermehrungsaktivität relativ schnell ein und erreicht spätestens im Oktober einen Wert, der weit über dem anderer Arten liegt, die längere Anlaufzeit nach der Trockenzeit brauchen.

*Oenomys hypoxanthus*: Auch bei dieser Form bleibt die Fortpflanzungsrate lange Zeit gering, rund drei Monate (Juli bis September) unter 25 %. Sehr steil ist der Anstieg auf über 80 % im November; offenbar werden in den vorangehenden sechs bis acht

Wochen mehr oder weniger alle vor dem Juli geborenen Weibchen trächtig. Anschließend scheint ein größerer Teil Wurfpausen einzulegen, denn anders ist das Dezember-Tief nicht zu erklären. Am kontinuierlichen Anstieg vom Dezember zum April-Maximum beteiligen sich sowohl die älteren Weibchen mit vermutlich ein bis zwei Würfen, ferner in steigendem Maße die ab Oktober geborenen; sie scheinen im wesentlichen für das April-Maximum verantwortlich zu sein. Ob die Weibchen einer Art mit 2 bis 3 oder erst mit 4 Monaten geschlechtsreif werden (Tab. 13), kann also für den ganzen Jahresverlauf von großer Bedeutung sein. Das Tief im Mai dürfte dann mit dem im Dezember korrespondieren und der Wiederanstieg im Juni mit dem An-

Tabelle 8

Verlauf der Fortpflanzung bei *opburomys aquilus* in den einzelnen Jahren

Prozentzahlen: Anteil der aktiven Weibchen

Monat	1963 %	1964 %	1965 %	1966 %
I		50	67	55
II		63	70	82
III		69	79	80
IV		36	32	42
V	66	24	16	18
VI	55	14	20	
VII	19	5	20	
VIII	11	13	4	
IX	45	11	42	
X	52	42	62	
XI	27	64	77	
XII		63	57	

stieg vom Januar zum März. Nach dem Juni wirkt sich dann das jahreszeitliche Geschehen wohl auf junge und ältere Erwachsene aus.

*Praomys jacksoni*: Der fortpflanzungsmindernde Einschnitt in der Trockenzeit ist nicht so tief und dauert nicht so lange wie bei *Lophuromys* und *Oenomys*. Nur rund einhalb Monate, zwischen Juli und September, liegt die Rate unter 35%. Der Anstieg zum November-Maximum ist ähnlich wie bei den andern Arten zu erklären. Der geringe Wert im Oktober könnte durch die zu geringe Anzahl der gefangenen Weibchen oder zufallsbedingt sein. Wie das hohe Jahresniveau von *Praomys* zeigt, legt diese Art weit weniger oder kürzer dauernde Wurfpausen ein als z. B. *Lophuromys* und *Oenomys*, doch könnte der Dezembereinschnitt aus einer solchen etwas längeren Pause resultieren. Trotzdem muß sich wenigstens eine Verflachung der Kurve in dieser Zeit zwangsläufig einstellen, weil noch nicht genügend jüngere Adulte vorhanden sind, die einen weiteren Fortpflanzungsanstieg bewirken könnten. Diese zwischen September und November geborenen Weibchen werden ab Januar wirksam, so daß die Kurve dann — mit kleinen Unterbrechungen — bis zum Juni hin weiter ansteigt.

*Lemniscomys striatus*: Sehr spät, erst ab November, überschreitet diese Form die 35%-Grenze, dann aber, schon im Dezember die 55%, um auf ein drei bis vier Monate währendes hohes Niveau von ca. 65% zu gelangen. Spätes Ansteigen und der anschließende Gipfel, der im Februar erreicht ist, scheinen in Zusammenhang zu stehen. Ich habe für dieses, vom Schema der drei vorgenannten Arten abweichende Verhalten nur ungenügende Erklärungen. Zum späten Ansteigen der Fortpflanzungsaktivität auf das Jahresende könnte man anführen, daß die Trockenzeitfolgen sich einfach nachhaltiger auswirken als auf andere Arten, sodann scheint eine pausenarme oder -lose Wurf-

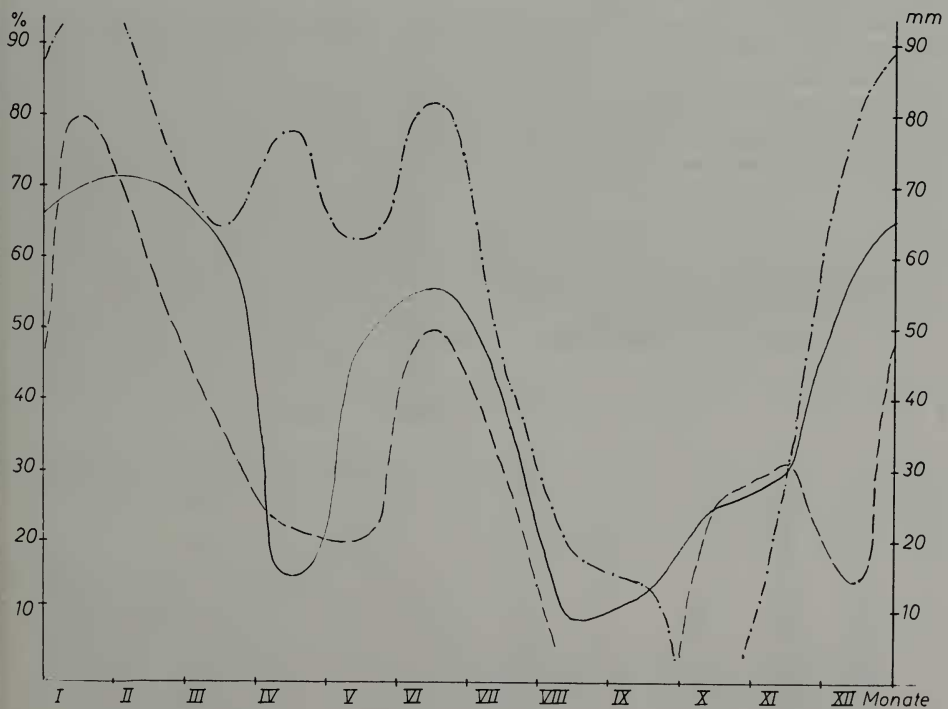


Abb. 4. Jahreszeitlicher Verlauf der Fortpflanzung (Prozentsatz der aktiven Weibchen) bei *Lemniscomys striatus* (—), *Leggada triton + minutoides* (---) und *Dasymys incontus* (-.-.-). Mai 1963 bis Mai 1966

folge ( 2 bis 3 Würfe pro Weibchen) den lange dauernden Gipfel zu bewirken. Das im April folgende Minimum scheint daraus zu resultieren, daß nun viele ältere Adulte eine völlige oder höchstens durch einen Wurf unterbrochene Pause bis Oktober einlegen. Der Wiederanstieg vom April zum Junigipfel wäre durch die nun geschlechtsreif gewordenen aus dem hohen Dezember-März-Niveau stammenden Weibchen zu erklären.

*Leggada triton* + *minutoides*: Das Material von 169, das zudem auf die einzelnen Monate ungleichmäßig verteilt ist, reicht nur aus, ein ungefähres Bild vom Verlauf zu geben. Dieser ist dem von *Lemniscomys* ähnlich; doch die Fortpflanzungsrate liegt allgemein viel niedriger und erreicht im Jahresmittel nur 31,5%. Das hohe Niveau hält nur über Januar und Februar an; im April und Mai liegen die Werte schon weit unter dem Durchschnitt bei 20%, doch erfolgt zum Juni wieder ein Anstieg auf 50%. Das Minimum im August/September scheint nahezu absolut zu sein, alle 34 aus dieser Zeit stammenden Weibchen waren inaktiv! Bei derartigem Nachwuchsmangel und gleichzeitiger Verminderung des Bestandes, könnte man erwarten, daß viele oder alle überlebenden Weibchen — die ja adult sind — mit Einsetzen der Fortpflanzungszeit im Oktober aktiv werden, doch kommt die Fortpflanzung nur sehr zögernd in Gang. Knapp ein Drittel beteiligt sich im November und nur ein Siebtel im Dezember. Erst im Januar sind dann 80% der Weibchen, viele davon wohl jung und vom Oktober/November stammend, trächtig.

*Dasymys incommis*: Die Jahreskurve ähnelt stark der von *Praomys*, nur scheint der Tiefpunkt im Oktober zu liegen, und während *Praomys* im November bereits einen Hochpunkt erreicht, „erholt“ sich *Dasymys* jetzt, gelangt aber dann in wenigen Wochen bis zum Dezember auf das sehr hohe, im Durchschnitt nahe bei 80% liegende Niveau, das 7 Monate lang bis Juni anhält.

Der Verlauf bei den sechs besprochenen, mit Abstand häufigsten Gattungen hat folgende Dinge gemeinsam: Alle, außer *Lophuromys*, haben in der ersten Jahreshälfte — unterschiedlich verteilt und verschieden ausgeprägt — zwei Fortpflanzungsgipfel, deren erster zwischen Januar und April und deren zweiter im Juni liegt. Dazwischen, April oder Mai, liegt eine Periode geringerer Fortpflanzung. *Lophuromys* hat nur einen Gipfel im März und dann stetig fallende Tendenz, die sich bei den andern Arten erst

ab Juni, dann aber ganz eindeutig durchsetzt. Bei allen Arten liegt der Tiefpunkt im August oder September, mit Ausnahme von *Dasymys*. Von da an nimmt die Aktivität wieder zu, um, wie bei *Lemniscomys* und *Dasymys*, dem Gipfel des Jahresanfangs zuzustreben oder um im November/Dezember ein erstes Maximum zu erreichen, auf das im Dezember oder Januar ein eindeutiges Tief folgt vor dem Wiederanstieg zum Maximum des Jahresanfangs.

Von großem Interesse ist die Frage, warum *Lophuromys* in der Fortpflanzung schon im April nachläßt und sich dann nicht mehr erholt. Diese Art hat ja von Oktober bis März ein hohes Vermehrungsniveau, müßte also bis zur Trockenzeit genügend Nachwuchs haben, der ein höheres Niveau halten könnte, wie das bei andern Arten der

Tabelle 9

Fortpflanzungsverlauf von zusammen sieben weniger häufigen Muridenarten (s. Text)

f. akt.: fortpflanzungsaktiv,  
n. akt.: nicht fortpflanzungsaktiv

Monat	n insg.	n n. akt.	n f. akt.	% f. akt.
I	24	10	14	58%
II	16	12	4	25%
III	38	17	21	56%
IV	10	4	6	60%
V	14	5	9	64%
VI	14	4	10	71%
VII	17	12	5	29%
VIII	10	9	1	10%
IX	24	17	7	29%
X	15	11	4	27%
XI	20	12	8	40%
XII	16	10	6	37%
	218	123	95	ϕ 42,2%

Fall ist. — Auch bei *Leggada* läßt die Fortpflanzung früh schon im März nach, erholt sich aber zum Juni noch einmal. Dieser Anstieg aus einem 2 bis 3 Monate dauernden Tief auf 50% im Juni ist, da der Abstand zum Januar/Februar-Maximum zu groß ist, schwerlich mit diesem zu korrelieren.

So sehen wir, daß nur bei einigen Arten die Verhältnisse einigermaßen einfach aus der Biologie der Art heraus erklärt werden können.

*Weniger häufige Arten:* Des pro Art geringeren Materials wegen, seien diese sieben Formen (außer *Otomys*) — *Mastomys*, *Pelomys*, *Thamnomys*, *Dendromus*, *Hybomys*, *Mylomys*, *Delanyms* — summarisch besprochen (s. Tab. 9).

Es ergibt sich, abgesehen von dem wohl untypischen Wert des Februar, ein der Gesamtkurve ähnlicher Verlauf. Es hat wenig Sinn, diese nicht gesicherten Ergebnisse näher zu besprechen — *Mastomys* scheint, ähnlich *Leggada*, eine sehr niedere jährliche Wurffrate (Jahresmittel der Fortpflanzung nur 27%; n = 67) zu besitzen, *Pelomys* eine normale (47%; n = 49), *Thamnomys* eine höhere (57%; n = 32).

Nun sei noch *Otomys tropicalis* hervorgehoben, bei dem trotz geringen Materials sich eindeutige Resultate ergeben. Diese Fortpflanzungsleistung ist ganz ungewöhnlich hoch und übertrifft die anderer Arten bei weitem (Tab. 10). Selbst wenn man den relativ zu hohen Fanganteil des allgemein fortpflanzungsstarken Monats März reduziert, kommt im Gesamtergebnis des Jahres noch eine fast 90% betragende Fortpflanzungsaktivität heraus. Von den 65 aktiven Weibchen waren 62 trächtig und nur drei säugend/nichtträchtig. Daraus kann man schließen, daß bei *Otomys* die nahezu pausenlose Wurffolge verwirklicht ist, was in einleuchtendem Zusammenhang mit der geringen Wurffzahl und dem Ontogenesetyp (Nestflüchter) dieser interessanten Form steht.<sup>6</sup> Bezeichnend ist, daß 5 von den 6 Nichtträchtigen zwischen Juni und Oktober, also in der allgemein fortpflanzungsarmen Zeit gefangen wurden. Bemerkenswert ist auch, daß *Otomys*, als eine Art mit pausenloser Wurffolge, mitten unter anderen Formen lebt, deren aller Fortpflanzung stärkeren jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist.

*Nager menschlicher Behausungen (Rattus)*

Wie schon erwähnt, ist im Untersuchungsgebiet nur *Rattus rattus alexandrinus* als eigentlicher Bewohner menschlicher Behausungen anzusehen. Diese Form wird hier gesondert behandelt, da erstens bis zum Abschluß dieser Arbeit nicht regelmäßig gefangen wurde und zweitens, weil *Rattus*, als ausschließlich kommensale Form, dauernd unter anderen Umweltsbedingungen lebt, besonders im Hinblick auf die Nahrung und deren Erwerb, als die wildlebenden Muriden.

Wir führten bis jetzt erst drei Hauptfänge durch (n = 528): Im März/April 1965 (Regenzeit), im August 1965 (Schwerpunkt Trockenzeit) und im Juni 1966, jedesmal in etwa 30 Hütten; pro Hütte wurden durchschnittlich 5 bis 7 *Rattus* gefangen.

Von 60 im März/April gefangenen adulten Weibchen (die Gewichtsgrenze zwi-

Tabelle 10

Fortpflanzungsverlauf von *Otomys tropicalis*

Monat	n insg.	n n. akt.	n f. akt.	% f. akt.
I	4	1	3	75%
II	4	0	4	100%
III	21	0	21	100%
IV	4	0	4	100%
V	3	0	3	100%
VI	8	1	7	87%
VII	5	0	5	100%
VIII	4	1	3	75%
IX	6	1	5	83%
X	3	2	1	33%
XI	5	0	5	100%
XII	4	0	4	100%
	71	6	65	ϕ 91,5%

<sup>6</sup> In Vorb.: DIETERLEN: Beiträge zur Biologie der Gattung *Otomys*.

schen adult und nichtadult konnte ich bei 70 g festlegen) waren 20% trächtig, im Juni 32% (n = 72) und im August 1,5% (n = 68). Das beweist wenigstens, daß die Trockenzeit eine enorme Einschränkung der Fortpflanzung bewirkt. Auch die Verteilung der Altersgruppen läßt darauf schließen, daß ab März verhältnismäßig viel Nachwuchs vorhanden ist: Nichterwachsene Tiere im März/April 37,5%, im Juni 34,3% und im August 27,3%. Die Sexualproportion — Durchschnitt insgesamt 45,1% Männchen und 54,9% Weibchen — verschob sich in dieser Zeit um ein geringes zugunsten der Männchen.

Unterdessen gehen die *Rattus*fänge weiter, und ich hoffe im vorgesehenen Teil II dieser Arbeit weitere Angaben machen zu können.

#### 4. Fortpflanzungs- und Niederschlagsperiodik

##### a. Untersuchungsgebiet

Obwohl Fortpflanzung und Niederschlagsverteilung bisher nicht in nähere Beziehung zueinander gebracht wurden, ging doch schon aus vielem ein deutlicher Zusammenhang zwischen beiden Phänomenen hervor, den wir nun betrachten wollen (vgl. Abb. 2).

Die Schwankungen unter oder über den Normalwert in den regenreicheren Monaten von Oktober bis April sind zwar von Jahr zu Jahr und auch von Monat zu Monat manchmal erheblich, jedoch wird in dieser Zeit im Mittel immer ein ausreichendes Niederschlagsniveau erreicht, das die Vegetation zu ihrer normalen Entfaltung kommen läßt, womit auch die Voraussetzung für einen mehr oder weniger normalen Fortpflanzungsverlauf erfüllt scheint. In dieser Zeit sind die Niederschläge nur noch Grundlage für anhaltende Fortpflanzung, nicht aber ihr Auslöser; d. h. aus weiter steigendem

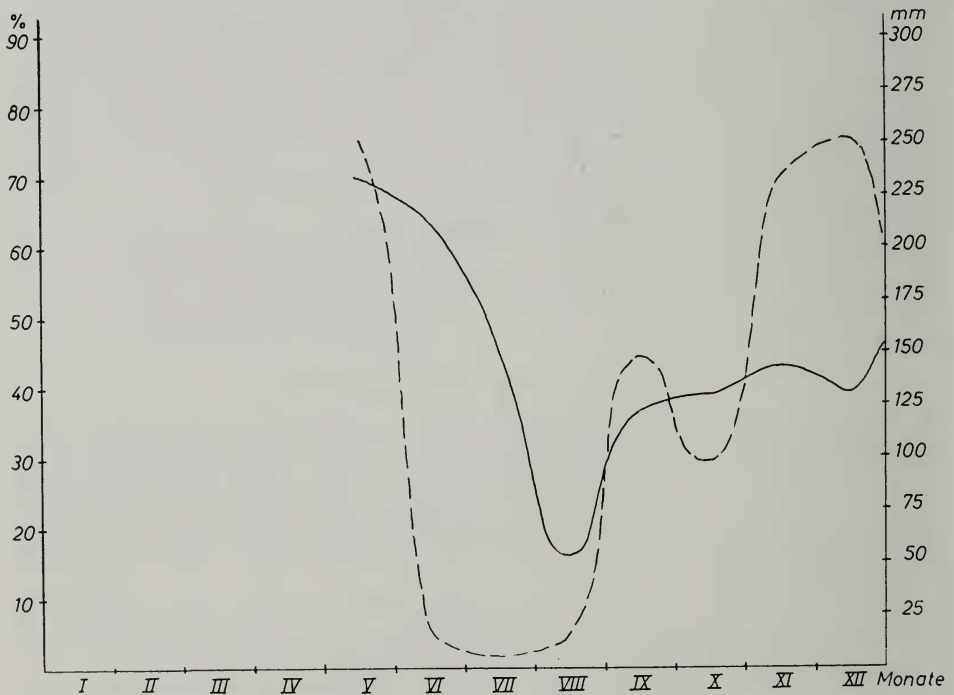


Abb. 5. Verlauf von Fortpflanzung in % (————) und Niederschlägen in mm (----) im Jahre 1963

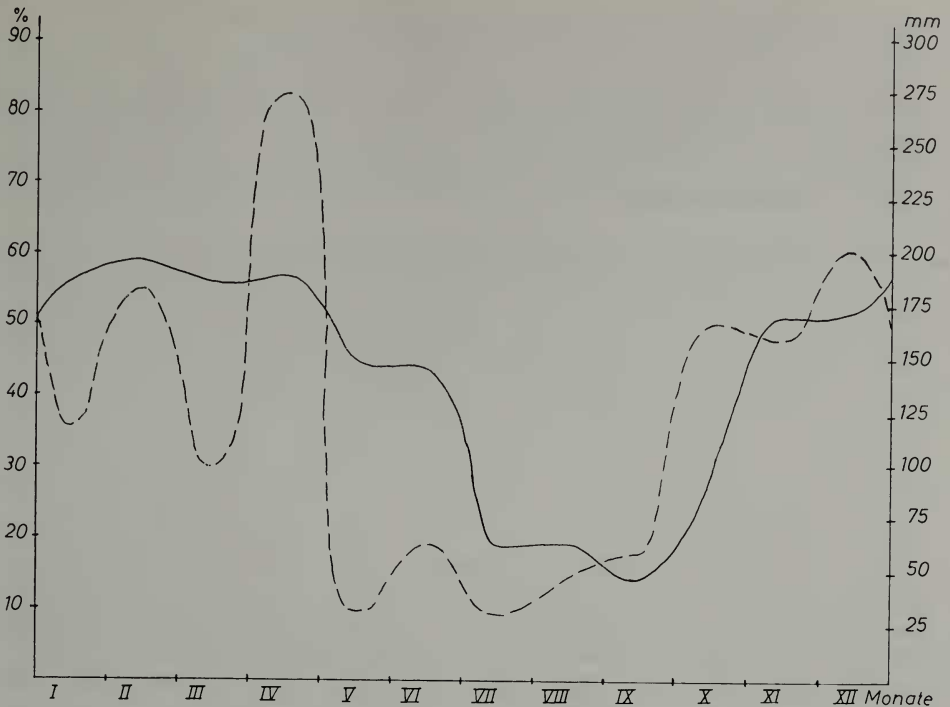


Abb. 6. Verlauf von Fortpflanzung in % (————) und Niederschlägen in mm (-----) im Jahre 1964

Niederschlag muß bei normalem Zustand der Vegetation kein weiteres Ansteigen der Reproduktion resultieren. Weicht die Fortpflanzungsrate in dieser Periode vom Normalwert ab, so hängt dies in der Regel nicht mit Klimafaktoren zusammen, sondern mit (z. B. im Dezember gehäuft auftretenden) Wurfpausen oder mit momentanem Mangel jüngerer adulter Weibchen.

Anders dagegen in den Monaten Mai bis September, also in den zeitl. Grenzen der Trockenzeit. 1963 dauerte die niederschlagsarme Zeit nur zweieinhalb Monate, woraus eine nur knapp zwei Monate dauernde fortpflanzungsarme Zeit resultierte (Abb. 5). 1964 gingen mit der fast fünf Monate dauernden Trockenperiode fast vier fortpflanzungsarme Monate einher (Abb. 6). Daß die Zeiten geringerer Fortpflanzung kürzer sind, als die niederschlagsarmen Perioden, rührt daher, daß diese eine gewisse Anlaufzeit brauchen bis sie sich auf die Fortpflanzung einschränkend auswirken können. Dagegen lebt die Reproduktion schon bald nach Wiedereinsetzen regelmäßiger Niederschläge auf. So war es wenigstens 1963 und 1964. In der Trockenzeit von Juni bis September scheint also die Fortpflanzungsaktivität wieder mehr oder weniger direkt vom Niederschlag abhängig zu werden.

1965, als die Niederschläge gleichmäßig vom Märzgipfel bis zum Junitief abnahmen, sank gleichzeitig die Fortpflanzungsaktivität von März bis Mai auf ein frühes Minimum, um dann aber zum Juni hin stark aufzuleben, worauf sie wieder auf das August-Minimum absank (Abb. 7). Maitief und Junihoch mögen teilweise mit Dingen des Populationswachstum zusammenhängen (s. unten). Daß die Kurve vom Mai zum Juni eher flach verläuft (1964) oder gar ansteigt (1965), jedenfalls höchstens schwach abfällt (1963), scheint zu bedeuten, daß der Einfluß der Trockenzeit noch nicht derart wirksam wird, um die erste Fortpflanzungsaktivität der vornehmlich jüngeren Er-

wachsenen, die dem Hoch zwischen Januar und März entstammen, zu hemmen. Erst nach Juni wird die Aktivität der Weibchen generell eingeschränkt.

Die Kurven geben jedoch noch manches Problem auf. So bleibt zunächst rätselhaft, weshalb ab März (was besonders für *Lophuromys* gilt) die Fortpflanzung bis Mai abzusinken beginnt, noch lange ehe die Trockenzeit einsetzt oder sonst ein meteorologisches Ereignis oder eines in der Vegetation auftritt. Ob hier eine bestimmte Altersgruppe Fortpflanzungspausen einlegt oder ob dies alle Weibchengruppen betrifft, kann ich nicht sagen.

Weitere Fragen: Warum nahmen die Muridenpopulationen z. B. nach der kurzen (und offenbar schonend verlaufenen) Trockenzeit von 1963 die Fortpflanzung so zögernd auf (im andern Fall würde das einen Ansatz zu Übervermehrung bedeutet haben), so zögernd, daß sie von einer hohen Ausgangsposition im September von 36,5% über diese Rate kaum hinauskamen und erst im Januar 1964 auf ein höheres über 55% liegendes Niveau gelangten? 1965 dagegen war eine normal lange Trockenzeit, und mit Einsetzen der starken Septemberregen stieg auch die Fortpflanzungsaktivität von 8,5% im August über 35% im September auf 70% im November an. Ferner: Warum stieg die Fortpflanzungsrate nach der langen Trockenzeit 1964 aus dem Septembertief so kontinuierlich bis auf 73% im März an? Die Niederschläge können hier kaum als Erklärung dienen, denn 1963 z. B. hat der gewaltige Anstieg des Niederschlags im November/Dezember die Fortpflanzungsrate nicht mit nach oben gezogen, und die ausgesprochen geringen Regenmengen im Januar/Februar haben die Fortpflanzungsaktivität nicht vermindern können. Dies zeigt, daß eine immerhin zwei Monate dauernde Einschränkung des Niederschlags bis herunter auf etwa 100 mm einer gerade in Schwung gekommenen Fortpflanzung nichts anhaben kann, daß sie es aber nach

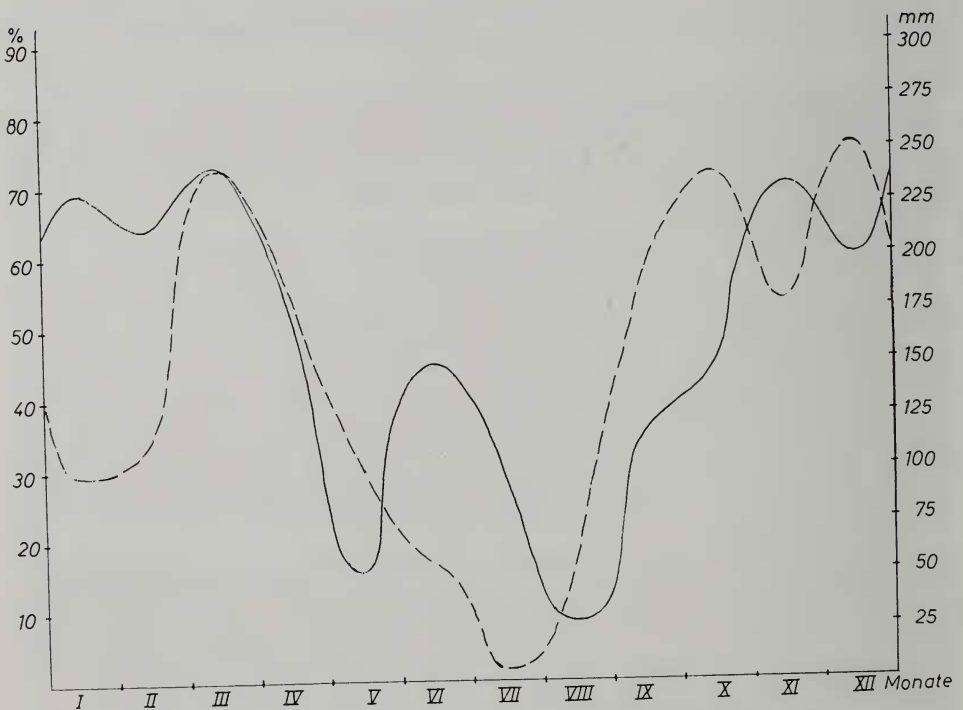


Abb. 7. Verlauf von Fortpflanzung in % (—) und Niederschlägen in mm (---) im Jahre 1965





Abb. 8. Verlauf von Fortpflanzung in % (—) und Niederschlägen in mm (---) im Jahre 1966

einer gewissen Dauer der Reproduktionsperiode in zeitlicher Nähe zur Trockenzeit offenbar eher vermag (Mai 1965).

Die Frage, ob es zu bestimmten Jahreszeiten lokale Unterschiede in der Fortpflanzungsaktivität gibt, muß — im Gegensatz zu den Ansichten WAGNERS (1953, 1961) — für das Untersuchungsgebiet eindeutig verneint werden. Einen besonders klaren Beweis lieferte dafür eine am Ende (August) der sehr intensiven Trockenzeit des Jahres 1966 durchgeführte Einzäunungsfangaktion in einem sumpfigen Gebiet, wo die Vegetationsbedingungen unverändert günstig geblieben waren. 95% (n = 42) der adulten Weibchen aus zehn Muridenarten waren nicht fortpflanzungsaktiv!

Wir haben gesehen, daß die Periodik der Fortpflanzung mit der der Niederschläge allgemein eine weitgehende Übereinstimmung zeigt, die sich selbst auf die, gegenüber freilebenden Formen erheblich anderen Bedingungen unterworfenen Haus-Ratten erstreckt. Abweichungen lassen sich teilweise aus dem Populationswachstum (Altersgruppenstruktur) erklären, teilweise müssen sie auf unbekannte Faktoren zurückgeführt werden.

#### b. Andere Gebiete und Erdteile

Genauere Untersuchungen oder auch nur Überlegungen zu Fragen der Fortpflanzungsperiodik sind über afrikanische und tropische Nager allgemein bisher genau so spärlich durchgeführt worden, wie auf andern Gebieten. In einigen wenigen Arbeiten wurden diese Fragen für Afrika angeschnitten, selten aber über eine längere Zeit hinweg bearbeitet.

*Wildlebende Nager.* ROGERS BRAMBELL/DAVIS (1941) haben an einem ausreichenden Material von *Mastomys erythroleucus* in Sierra Leone ein Fortpflanzungsmaximum am Ende der Regen- und Anfang der Trockenzeit festgestellt und ein Minimum um die

Wende Trocken-/Regenzeit. CHAPMAN/CHAPMAN/ROBERTSON (1959), ebenfalls mit *Mastomys (coucha)* beschäftigt, konnten im südwestlichen Tanzania gleichermaßen eine Periode gesteigerter Fortpflanzung für das Ende der Regenzeit und bis weit hinein in die Trockenzeit nachweisen. Diese Periode fällt mit einem Optimum an Ernährungs- und Deckungsmöglichkeiten in der Vegetation zusammen. MEASROCH (1954) hat für *Tatera brantsi* (Gerbillinae) in Transvaal die gleiche Korrelation zwischen Reproduktion und Niederschlag gefunden, wie die oben genannten Autoren. HANNEY (1964) fing in Malawi (Nyassaland) trüchtige Weibchen von *Lophuromys flavopunctatus* (syn. mit *aquilus*) nur zwischen Oktober und Mai in der Regenperiode. DELANY (1964 a, b) der in Uganda jedesmal in der zweiten Hälfte der Jahre 1961 und 1963 Kleinsäuger fing, stellte äußerst geringe Fortpflanzung in den Trockenzeitmonaten Juli bis September fest, jedoch ein Anwachsen im Oktober mit Beginn der „kleinen“ Regenzeit, und er kann auch die Annahme von SOUTHERN/HOOK (1963) stützen, die aus einem kleinen Material aus Uganda auf eine erhöhte Fortpflanzung in der Hauptregenzeit von März bis Mai schließen.

Nach Untersuchungen von HEISCH/GRAINGER/d'SOUZA (1953) in Pestgebieten Kenyas stimuliert das Einsetzen starker Regen die Vermehrung von Nagerpopulationen. Ferner wird das Nahrungsangebot als populationsdynamischer Faktor genannt.

Blieben noch die Untersuchungen aus dem Congo zu besprechen. PIRLOT (1954) hat sich in einer ausführlichen Studie mit dem jahreszeitlichen Verlauf der Vermehrung von *Lophuromys*, *Praomys*, *Mastomys*, *Thamnomys* und *Tatera* in Südkatanga befaßt. Er scheint der einzige zu sein, der an einem größerem Material und über längere Zeit hinweg gearbeitet hat (3700 Nager, 27 Monate). Leider hat PIRLOT seine Schlüsse nur aus dem jahreszeitlich wechselnden Anteil der nichtadulten Tiere in den Fängen gezogen, wodurch ihm viele wertvolle Daten entgangen sind. Sein wichtigstes Ergebnis: Das Fortpflanzungsmaximum liegt bei allen untersuchten Arten zwischen Februar und Juni, was wieder mit Ende der Regen- und Anfang der Trockenzeit zusammenfällt. Für *Praomys*, *Thamnomys* und *Lophuromys* liegen die Höhepunkte noch mehr in der Regenzeit, für *Mastomys* und *Tatera* mehr gegen die Trockenzeit zu. Trotz dieser eindeutigen jahreszeitlichen Fixierung lehnt es PIRLOT aber ab, Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Niederschlägen finden zu wollen.

Derselbe Autor hat dann (PIRLOT, 1957) eine zweite Studie zu diesem Problem über die Nager von Lwiro veröffentlicht. Die Fortpflanzung bestimmt er wieder nach der gleichen unsicheren Methode: Monatlicher Anteil der nach dem Gewicht bestimmten Jungtiere am Gesamtfang. Da er die Jugendentwicklung dieser Arten nicht kannte und somit über Alter, Gewichtsentwicklung und ihre jahreszeitliche Bedingtheit nichts Genaueres wußte, sind ihm grundlegende Fehler unterlaufen. Aus seinen zahlreichen *Lophuromys*- und *Oenomys*-Fängen konnte er dadurch keinerlei Fortpflanzungsperiodik nachweisen. Aus seinen *Otomys*-Fangzahlen zieht er keine Schlüsse; würde man es versuchen, wären sie nicht richtig. Bei *Leggada* erhielt er durch die Fangmethode zu wenig Jungtiere, um zu einem Ergebnis zu gelangen, und lediglich aus seinen *Praomys*-Fängen, die auf ein Fortpflanzungshoch zwischen April und Juni schließen lassen, läßt sich etwas dem wirklichen Verlauf entsprechendes ablesen.

Schließlich sind noch GOORMANS/CHRISTIAENSEN (1960) mit einer Untersuchung aus der Gegend Butembo-Lubero (Nordkivu) zu nennen, die allerdings nur im März und Juli eines Jahres durchgeführt wurde. Der Anteil trüchtiger Weibchen (jedesmal mehr als 100) lag im März erstaunlicherweise mit nur 19% sehr niedrig gegenüber dem Juli mit 42%, woraus man schließen kann, daß dazwischen — d. h. Wende Regen-/Trockenzeit ein Fortpflanzungshoch gelegen haben könnte. Der hohe Anteil im Juli ist bemerkenswert deshalb, da er wesentlich von den Ergebnissen DELANYS (1963) abweicht, der viele seiner Nager nur rund 80 km östlich davon (im Queen Elizabeth-Park in Uganda) fing, allerdings auf viel niedriger Höhenlage und in trockenerer Vegetation. Ebenso

interessant sind die Unterschiede in den beiden Monaten im Vergleich zum Kivuseegebiet.

Ähnliche Verhältnisse, wie bisher bei Nagern gefunden wurden, scheinen bei vielen *afrikanischen Vögeln* gegeben zu sein (MOREAU, 1950; CHAPIN, 1956; EISENTRAUT, 1963). Die Brutzeit vieler südlich der Sahara lebender Arten — doch keineswegs aller — fällt mit den Regenzeiten und dem Anfang der Trockenzeit zusammen, was auch für die Gegend von Lwiro gilt.

Aus den *übrigen Tropen-Gebieten* ist zu diesem Thema über Säuger und Nager nicht viel bekannt<sup>7</sup>. Aus Südostasien bringen WADE (1958) und HARRISON (1951, 1952, 1955) Angaben für Regenwaldgebiete in Borneo und Malaya, aus Amerika DAVIS (1945) von Brasilien und WAGNER (1953, 1961) aus Südmexiko. — Im Urwald Borneos setzt die Fortpflanzung vieler Arten fast schlagartig, kurz nach Beginn einer Zeit minimaler Niederschläge (von Trockenzeit kann man hier nicht sprechen) ein und scheint noch in dieser Zeit ihren Höhepunkt zu erreichen, womit nachgewiesen ist, daß auch in tropischen Regenwäldern eine Fortpflanzungsperiodik existieren kann. In Malaya scheint, wenigstens bei Nagern und Insektivoren, nur eine vage Korrelation zwischen Fortpflanzung und den in ihrer Stärke schwankenden Niederschlägen zu bestehen. Die Angaben aus Südmexiko deuten auf eine Hauptfortpflanzungszeit in den niederschlagsreichen Monaten hin.

*Nager menschlicher Behausungen.* Ehe die Ergebnisse über kulturfolgende Formen der Tropen besprochen werden, soll nochmals betont werden, daß diese Tiere, die sich fast ausschließlich — wie *Rattus* — oder doch überwiegend — wie *Mastomys* — in vielen Gebieten dem Menschen und seinen Behausungen angeschlossen haben, fast dauernd völlig andern Umweltsbedingungen ausgesetzt sind als wildlebende Nager. Deshalb ist es besonders interessant zu prüfen, wie Klimafaktoren auf ihre Fortpflanzung einwirken. Auch hier ist die Korrelation zwischen Niederschlägen und Vermehrung unverkennbar: BUXTON (1936) unterstreicht dies für seine Untersuchungen an Haus- und Wanderrattenpopulationen der Stadt Lagos/Nigeria. Das Trächtigkeitsmaximum liegt kurze Zeit nach dem Niederschlagsgipfel. Ähnliches gilt für *Rattus* in Dakar/Senegal (CAZANOVE, 1932), ferner für *Rattus* in Nairobi/Kenya (SYMES, 1932); die jährlichen Fortpflanzungszeiten liegen jedenfalls nicht in der Trockenphase. SYMES (1932) und auch BUXTON (1936) betonen, daß die Fortpflanzung bei *Rattus* aber in erster Linie von Nahrungsfaktoren, besonders qualitativer Art, abhängig ist, die aber wiederum mit klimatischen Ereignissen korreliert sein können. — Die *Rattus r. kandianus*-Kolonien in Colombo/Ceylon haben ihre beiden Fortpflanzungsgipfel ebenfalls kurz nach den Höhepunkten der (Monsum-)Regen (HIRST/VADIVELU, 1929), und in Bombay/Indien folgt das Fortpflanzungsmaximum des *Rattus r. subsp.* unmittelbar auf das Monsunniederschlagsmaximum, während das Minimum in der Trockenzeit liegt; bei *Rattus norvegicus* ist diese Korrelation aber nicht gegeben. MISONNE (1963) hat für sein Untersuchungsgebiet Butembo-Lubero (Nordkivu) für die in Eingeborenenhütten lebenden *Mastomys* und *Rattus rattus* enormen Zuwachs an Jungtieren im Anschluß an die Hauptniederschlagszeit gefunden, nur teilweise dagegen für die im Gebiet des oberen Ituri (Nordostcongo) lebenden *Mastomys*-Populationen.

Die *Fortpflanzungsperioden der Nager der gemäßigten Zonen* Eurasiens und Nordamerikas sind natürlich viel besser erforscht. Während in den Tropen (bei der Ausgeglichenheit der Temperaturverhältnisse) vor allem Schwankungen in den Niederschlägen als auslösende Faktoren für eine Fortpflanzungsperiodik in Frage kommen mögen, sind es in der gemäßigten Zone die Temperaturen — (doch spielen auch Tageslänge und Niederschläge eine gewisse Rolle). Sie beeinflussen die Vegetation entscheidend und

<sup>7</sup> Ihrer kurzen Tragzeit wegen können die Nager allgemein mit den meisten Säugern schwerlich verglichen werden.

prägen den Charakter der Jahreszeiten. Daher kommt der Winter als Fortpflanzungszeit (auch für *Rattus*) allgemein nicht in Frage, was aber nicht für alle Arten gleichermaßen zutrifft (vgl. FRANK, 1954, 1964). Gut angepaßte Formen können durchaus auch in scheinbar ungünstigen Jahreszeiten regelmäßig Junge aufziehen, andere nur gelegentlich bei lokal günstigen Bedingungen. — Die interessante Studie von FLUX (1965) zeigt, wie groß die Unterschiede in den Fortpflanzungszeiten zwischen Feldhase und Wildkaninchen sind und wie gering innerhalb jeder der Formen auf nördlicher und südlicher Halbkugel. Bei *Lepus* scheint vielerorts die Fortpflanzung ohne Rücksicht auf Umweltbedingungen in Gang zu kommen, während *Oryctolagus* darin viel stärker abhängig ist und zwar vorwiegend von frischem jungen Grünzeug, was wiederum von Niederschlag und Wärme abhängt. Andererseits wird die Fortpflanzung eingestellt zu einer Zeit, da noch Nahrung in Fülle vorhanden ist, weshalb noch andere Faktoren im Spiel sein müssen.

Allgemein können solche Fragen erst bei genauer Kenntnis der Umwelt-, Ernährungs- und Fortpflanzungsansprüche einer Art beurteilt werden. Deshalb sind die Zweifel PIRLOTS (1954), ob die Fortpflanzungszeiten vieler Nager ihren Umweltbedingungen gut angepaßt sind, nur zum Teil berechtigt. Aus Angaben PIRLOTS (1954), CHAPMAN/CHAPMAN/ROBERTSON (1959) und MISONNES (1963) geht hervor, daß *Mastomys* seinen Vermehrungsgipfel ziemlich weit in die Trockenzeit hineingeschoben hat, daß dieser also nach dem anderer Muriden liegt. *Mastomys*, an trockene Biotope bestens angepaßt, mit seiner für Muridenverhältnisse extremen Anspruchslosigkeit und einer enormen Jungenzahl, kann derartiges offenbar noch am ehesten riskieren.

## 5. Weitere teilweise periodische Schwankungen in Fortpflanzungsfaktoren und Populationsstruktur

Eine jahreszeitliche Periodik könnte auch noch aus anderen mit der Fortpflanzung und Populationsstruktur zusammenhängenden Faktoren abzulesen sein, so aus der Wurfgröße, dem Auftreten resorbierter Embryonen, aus der Wurffolge, dem Auftreten unterschiedlicher Altersgruppen, aus Wechseln in der Sexualproportion usw. Sofern diese Dinge unserem Thema dienlich sind, will ich auf sie eingehen.

### a. Wurfgröße

Wurfgröße ist (Resorptionen weggelassen) recht genau aus Embryonenzahlen und der Jungenzahl züchtender Tiere zu ermitteln. Jahreszeitliche Schwankungen sind bei einigen Arten unzweifelhaft nachzuweisen (Tabelle 11). So trägt *Lophuromys aquilus* zwischen Januar und Mai durchschnittlich 2,25, von Juni bis September nur 2,00 und zwischen Oktober und November 2,10 Junge pro Wurf. Vom Tiefpunkt in der Trockenzeit zum Hochpunkt in der zweiten Hälfte der Regenzeit ist also ein deutliches Ansteigen zu beobachten. Bei *Oenomys* liegt das Embryonenmittel zwischen August und Oktober bei 1,95, in der übrigen, allgemein günstigeren Zeit des Jahres dagegen bei 2,55. *Praomys* hat zwischen Januar und April ein Mittel von fast 4,00 Jungen pro Wurf, zwischen Mai und Dezember dagegen von nur 3,37. Bei den anderen Arten konnte ich ähnliche Verhältnisse an einem geringeren Material nachweisen. Wir sehen, daß die größten Würfe einer Art allgemein in der günstigen Fortpflanzungszeit zwischen Oktober und Juni, bevorzugt aber zwischen Januar und April ausgetragen werden. Dies steht in gutem Einklang mit Ergebnissen aus Europa von STEIN (1957) und PELIKÁN (1964, 1966), die an *Microtus arvalis* bzw. drei *Apodemus*-Arten die überdurchschnittlichen Wurfgrößen ebenfalls in der günstigsten Zeit, inmitten der Fortpflanzungssaison, feststellten. Wie es zu diesen Unterschieden kommt, soll hier nicht erörtert werden.

Tabelle 11

Jahreszeitliche Schwankungen der Embryonenzahl bei *Lophuromys*, *Oenomys* und *Praomys*

Abschließend ist noch zu bemerken, daß im Untersuchungsgebiet viele Arten mit verhältnismäßig geringen Wurfgrößen vorkommen. So hat *Otomys* nur 1,35 Junge pro Wurf; *Hybomys*, *Lophuromys*, *Oenomys* und *Dasymys* haben 2 bis 3 Junge pro Wurf; durchschnittlich 3 bis 4 Junge haben *Thamnomys*, *Praomys*, *Dendromus* und *Leggadatriton*; zwischen 4 und 5 gibt es bei *Leggada minutoides*, *Mylomys* und *Lemniscomys*. Und nur *Pelomys* (5,45), *Rattus* (5,55) und *Mastomys* (9,80) haben durchschnittlich mehr als 5 Junge pro Wurf.

Monat	<i>Lophuromys</i>		<i>Oenomys</i>		<i>Praomys</i>	
	n ♀♀	Ø Emb.	n ♀♀	Ø Emb.	n ♀♀	Ø Emb.
I	24	2,25	8	2,50	6	4,00
II	50	2,28	22	2,27	24	4,00
III	39	2,20	14	2,71	14	3,93
IV	19	2,00	12	2,08	16	4,00
V	17	2,47	8	2,50	7	3,00
VI	14	2,00	18	2,50	7	3,14
VII	6	2,00	7	2,85	3	3,33
VIII	4	2,00	6	2,16	5	3,60
IX	18	2,05	7	1,85	5	3,40
X	30	2,10	8	1,87	1	4,00
XI	31	2,09	13	2,84	13	3,23
XII	24	2,16	7	2,57	3	3,33

b. Resorptionen

Für die untersuchten Arten kann allgemein gesagt werden, daß Resorptionen ganz überwiegend in der ersten Hälfte der Tragzeit auftreten und im letzten Drittel ausgesprochen selten sind.

Wichtig ist, zwischen partiellen, die oft nur einen Embryo betreffen und totalen Resorptionen, die den ganzen Wurf erfassen, zu unterscheiden. Die partiellen machen ungefähr 30% aller Resorptionen (aller Arten) aus (Tab. 12). Sie sind einfach zu erkennen: Der betr. Embryo ist dann kleiner als die andern, manchmal auch schon deformiert oder deutlich verfärbt. Bei totaler Resorption ist das Bild vielfältiger und scheint abhängig vom Alter der Embryonen, in dem das Absterben begann und von der Dauer, d. h. wie lange der Resorptionsprozeß schon anhält. Hat die Resorption relativ großer Embryonen erst begonnen, so sind diese meist im Längsverlauf des Uterus deformiert; der Uterus hat noch rötliche oder ins Helle gehende Färbung und oft strähnige, gewellte Oberfläche. Mit fortschreitender Resorption wird der tote Embryo dunkler und kompakter, und der plazentale Teil hat den größten Umfang und Volumen. Als Endstadium können dann die sog. Plazentaflecken oder -narben (placental scars) zurückbleiben, die von denen normaler Geburten aber nicht zu unterscheiden sind. Da Plazentanarben im Uterus wohl allgemein wenigstens ein Jahr

Tabelle 12

Verteilung der Resorptionen aller Arten (außer *Rattus*) auf die einzelnen Monate

Monat	Trag. ♀♀	Verhält.		Summe	Anteil d. Resorpt.
		part.	tot.		
I	92	3	9	12	13,0%
II	136	7	6	13	10,0%
III	156	8	16	24	15,0%
IV	92	4	9	13	14,0%
V	78	3	7	10	13,0%
VI	89	4	9	13	14,0%
VII	55	1	4	5	9,0%
VIII	30	2	6	8	27,0%
IX	55	1	6	7	13,0%
X	54	3	3	6	13,0%
XI	95	5	6	11	12,0%
XII	81	2	21	23	28,0%
	1013	43	102	145	14,3%
		(30%)	(70%)		

erhalten bleiben, besitzen wir in ihnen ein zusätzliches und sicheres Mittel zur Unterscheidung zwischen adulten und nichtadulten d. h. zwischen nulli- und primi- bzw. multiparen Weibchen. Die Aufklärung dieser Verhältnisse verdanken wir u. a. den Arbeiten von DENO (1937, 1941), DAVIS/EMLÉN (1948) und CONAWAY (1955).

Abgesehen von den Werten in August und Dezember ist der Anteil von Resorptionen unter den tragenden Weibchen recht gleichförmig, und eine jahreszeitliche Periodik ist nicht erkennbar. Den hohen Augustanteil könnte man damit erklären, daß trotz schlechter Umweltbedingungen ein Teil der Weibchen vorwiegend im Juli in Brunst gekommen ist, und daß die weitere Verschlechterung der Bedingungen dann die Resorption bewirkte. Dann müßte der Resorptionsanteil aber in Juli und September auch etwas höher liegen. Für den ungewöhnlichen Dezemberwert, der vor allem im Jahre 64 zustande kam — 15, davon 14 totale Resorptionen; 37,5% — habe ich keine Erklärung. Immerhin ist interessant, daß diese Häufung in einem Monat auftritt, in dem die Fortpflanzungsaktivität der (ganz überwiegend älteren) Weibchen nach dem ersten Hoch im November etwas nachläßt. Warum sich dies aber auch in vielen Resorptionen zeigen muß und nicht nur in Wurfpausen, ist nicht recht verständlich.

### c. Wurffolge

Daß die Wurfabfolge im Laufe des Jahres verschieden ist, kann natürlich schon aus den unterschiedlichen Anteilen trächtiger Weibchen geschlossen werden. Liegt dieser Anteil konstant sehr hoch, wie bei *Praomys* und *Dasymys* von Januar bis Juni oder wie bei *Otomys* das ganze Jahr hindurch, so dürfen wir für diese Zeit eine dichte, z. T. pausenlose Wurffolge, annehmen; ist er umgekehrt längere Zeit nieder oder schwankend, so müssen wir auf größere Pausen schließen. Auch in Gefangenschaftszuchten zeigt sich bei *Dasymys* und *Praomys* eine Tendenz zu möglichst dichten Wurffolgen, während bei *Oenomys* und *Mastomys* z. T. größere Pausen zwischen zwei Würfen üblich sind. Eine zusätzliche Hilfe zur Ermittlung der Wurffolge ist die Berechnung der säugenden Tiere unter den trächtigen Weibchen. Ist ein trächtiges Weibchen säugend, so dürfen wir höchstens eine kurze Pause zwischen beiden Trächtigkeiten annehmen. Doch können trächtige Weibchen mit einiger Sicherheit nur dann als säugend angesprochen werden, wenn ihre Embryonen nicht mehr als ca.  $\frac{2}{3}$  der Entwicklung hinter sich haben. Bei späteren Stadien können geschwollene Zitzen auch nur mit dem zu erwartenden Wurf zusammenhängen.

Eine starke Häufung trächtiger und zugleich säugender Weibchen aus den Monaten Januar bis Juli zeigt, daß die Wurffolgen in dieser Zeit ganz allgemein dichter sind als in der Zeit des Fortpflanzungsminimums von Juli bis September und auch bis zum Dezember hin.

### d. Populationsdichte

Mit der Fortpflanzungsperiodik in Lwiro müßte erwartungsgemäß eine solche der Individuendichte gekoppelt sein. Dichteschwankungen müßten sich in höheren Fängen ungefähr ab Februar und in schwächeren ungefähr ab August nachweisen lassen. Prüfen wir dies zunächst an den Einzäunungsfängen nach. Wir fingen in den Zwischenfeldbiotopen von

Februar bis Mai auf 12 180 qm 535 Tiere, das ist 1 pro 23 qm, und von

Juni bis September auf 3 360 qm 93 Tiere, das sind 1 pro 36 qm, und von

Oktober bis Januar auf 4 810 qm 125 Tiere, das ist 1 pro 38 qm.

Die Resultate sprechen deutlich für die obige Annahme.

Nachweis aus den Fallenfängen: In den einzelnen Monaten einer Untersuchungszeit von Mai 1963 bis August 1965 hatten wir folgende durchschnittlichen Fangerfolge: Januar: 9,5%; Februar: 11,0%; März: 17,5%; April: 16,0%; Mai: 18,0%; Juni:

15,3%; Juli: 13,3%; August: 16,0%; September: 17,0%; Oktober: 11,0%; November: 14,5%; Dezember: 13,0%. Fassen wir die Monate wieder, wie oben, zu Gruppen zusammen, so bekommen wir für Februar bis Mai 15,6%, für Juni bis September 15,4% und von Oktober bis Januar: 12,0% — also eine Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Einzäunungsfänge.

So gut das Ergebnis aussieht, gibt es doch Einzelheiten, die widersprüchlich sind. So dürften die Fangresultate im Januar und Februar nicht niedriger sein als im November/Dezember, und der Sprung vom ungewöhnlich hohen Septemberwert zum Oktober dürfte nicht so kraß sein. Das niedrige Januarresultat kam in beiden Jahren (1964 und 1965) zustande. Vorerst weiß ich dafür keine Erklärung.

Die Individuendichte liegt in der Zeit zwischen Oktober und Januar, also in den Monaten nach der Trockenzeit, den Einzäunungsfängen zufolge rund 60%, nach Fallenfängen 20 bis 30% niedriger als zwischen Februar und Mai. Auch die Trockenzeitmonate Juli bis September haben nach den Fallenfängen noch eine verhältnismäßig hohe, nach den Einzäunungsfängen bereits eine geringere Dichte, ein Widerspruch auf den wir hier nicht eingehen müssen.

Sicher ist die Trockenzeit im ganzen eine Periode mittlerer Populationsdichte, gelegen zwischen dem Bevölkerungshoch am Ende der Niederschlagsperiode (Gipfelpunkt wohl im Mai) und dem Tief an ihrem Beginn, welches wohl im Oktober liegt; denn seit rund zwei bis drei Monaten ist die Fortpflanzungsrate gering geblieben, und die Einbußen der Populationen sind infolge der Trockenheit wohl über Gebühr hoch gewesen. Die adulten Tiere, die nun zur Fortpflanzung kommen, vermögen dieses Defizit nur allmählich auszugleichen, insbesondere deshalb, weil sie nun nicht, wie man erwarten könnte, pausenlos Wurffolgen liefern, sondern gewisse Abstände einhalten, die einen Arten kleinere, die anderen größere. Dieses im ganzen zögernde Wiedereinsetzen der Fortpflanzung ist für den folgenden Verlauf sehr wichtig und neben anderm, z. B. der relativ geringen Wurfgröße wegen (S. 31) ein Grund, daß es nicht zu einer Übervermehrung kommt.

So steigt die Populationsdichte nur langsam an und liegt auch im Dezember/Januar noch verhältnismäßig niedrig. Erst dann kommen in steigendem Maße die ab September/Oktober geborenen Tiere zur Fortpflanzung und bringen nun zusammen mit den älteren Erwachsenen, deren Wurffolge etwas enger wird, die Bevölkerung auf ihr Dichtemaximum. — Wenn wir annehmen, daß der Populationsverlust ungefähr gleichmäßig über das ganze Jahr verteilt ist, so bräuchten wir, um den Jahresverlauf der Dichte zu skizzieren, die Kurve der Fortpflanzungsrate nur etwas nach hinten phasenverschoben aufzeichnen.

#### e. Altersgruppen

Hat man ein großes Fangmaterial, wie es mir bei den wichtigen Arten zur Verfügung stand, so ist das Gewicht das beste Kriterium für eine Einteilung der Altersgruppen. Im Zweifelsfalle können noch Körpermaße und andere Daten hinzugezogen werden. Für die Einreihung in das Erwachsenenalter diente mir bei den Weibchen die unterste Gewichtsklasse trächtiger Tiere. Z. B. waren von 203 trächtigen *Lophuromys aquilus* nur 2% in der Gewichtsklasse von 40 bis 49 g, aber schon 17% in der Klasse der 50 bis 54 g schweren Tiere, folglich entschied ich, Weibchen ab 45 g als adult zu bezeichnen. Und für die Unterscheidung in juvenile und halbadulte Tiere nahm ich das durchschnittliche Gewicht von Jungen, die abgesäugt werden. Die Daten dazu erhielt ich bei mehreren Arten aus meinen Zuchten, bei andern Arten entschied ich es durch Schätzung (Tab. 13).

Die annähernd wirkliche Zusammensetzung der Altersgruppen, die jahreszeitlich schwankt, wie wir noch sehen werden, ist keinesfalls durch Fallen- sondern nur durch Einzäunungsfänge zu ermitteln. Aus Fallenfängen können wir lediglich den relativen

Tabelle 13

Alter und Gewichte von Tieren im Stadium des Absäugens und Geschlechtsreifwerdens

	juvenil bis		halbadult bis, bzw. adult ab	
	Gramm	Tage	Gramm	Tage
<i>Oenomys</i>	30	30	70	100—130
<i>Praomys</i>	20	30	30	50—90
<i>Mastomys</i>	10—20	25—30	40	70—80
<i>Dasymys</i>	30	30	75	60—80
<i>Dendromus</i>	7—8	30—40	9—10	60—70
<i>Thamnomys</i>	20	30—35	30	80—90
<i>Otomys</i>	40—50	30—40	90	150—180
<i>Lophuromys</i>	30	30—40	45	50—70
<i>Lemniscomys</i>	20	30—50	35	70—90
<i>Pelomys</i>	30	40	75	90—100
<i>Hybomys</i>	30	30—40	45	60—80
<i>Leggada triton</i>	4—5	25—30	8	50
<i>Rattus r. alex.</i>	—	—	70	—

ganz genau sein und uns ein Teil der Jungtiere entgangen sein sollte, denn es zeigt, daß der Anteil nicht erwachsener Tiere in den Populationen geringer ist, als der der Adulten. Eine genauere jahreszeitliche Unterteilung der Altersgruppen aus Fallen- und Einzäunungsfängen zusammen bestätigt im großen und ganzen die Ergebnisse, die ich durch Untersuchung trächtiger Weibchen bekam.

#### f. Sexualproportion

Für afrikanische Nager gibt es nur wenige Angaben zum Geschlechtsverhältnis. In den Populationen des Untersuchungsgebietes überwogen die Männchen mit 56% (n = 3346), vor den Weibchen mit 44% (2626).

Tabelle 14

Der Männchenanteil in % bei den einzelnen Arten  
Gesamtergebnis von Mai 1963 bis September 1966

Art	n	% ♂♂
<i>Lophuromys aquilus</i>	1609	51,8%
<i>Oenomys hypoxanthus</i>	1002	49,6%
<i>Praomys jacksoni</i>	896	59,5%
<i>Lemniscomys striatus</i>	717	59,1%
<i>Leggada triton</i>	200	61,5%
<i>Leggada minutoides</i>	89	68,5%
<i>Leggada</i> <sup>1</sup>	560	64,6%
<i>Dasymys incommis</i>	373	53,1%
<i>Mastomys coucha</i>	190	61,1%
<i>Otomys tropicalis</i>	207	56,0%
<i>Pelomys fallax</i>	140	55,0%
<i>Thamnomys surdaster</i>	79	55,2%
<i>Dendromus insignis</i>	157	66,3%
<i>Rattus r. alexandrinus</i>	528	45,1%

<sup>1</sup> 560 unbestimmte *L. triton* und *minutoides*.

prozentualen Anteil der Altersgruppen aller Arten zusammen ablesen — ein beträchtlicher Unterschied.

Bei den Einzäunungsfängen waren 33%, bei Fallenfängen nur 13% aller gefangenen Tiere noch nicht adult. Bei Fängen nach der ersten Methode betrug der Anteil noch nicht adulter Tiere von Januar bis September ungefähr  $\frac{1}{3}$  der Gesamtpopulation und in den Monaten Oktober bis Dezember nur etwa  $\frac{1}{5}$ . Dieses Ergebnis ist erstaunlich, selbst wenn es nicht

Nur geringe Unterschiede sind zwischen den Ergebnissen von Fallen- und Einzäunungsfang abzulesen, was beweisen mag, daß die Fallenmethode in bezug auf die Geschlechter nicht besonders selektiv wirkt, denn es ist völlig unwahrscheinlich, daß die Einzäunungsmethode auslesend ist.

Wie Tab. 14 zeigt, bestehen von Art zu Art sehr erhebliche Unterschiede. Und wie wenig konstant, die Sexualproportion von Monat zu Monat, besser von Jahreszeit zu Jahreszeit ist, zeigt die Tabelle 15.

Man könnte die Unterschiede bei den einzelnen Arten noch besser herausstellen, wenn man die Jahreszeiten jeweils etwas verschieden einteilen würde, doch hielt ich mich wegen der besseren Übersicht an das



Tabelle 15

Veränderungen der Sexualproportion in drei wichtigen Jahresabschnitten. Die Prozentzahlen geben den Männchenanteil bei den einzelnen Arten gesondert und für alle Arten zusammen an

	Jan. bis Mai		Juni bis Sept.		Okt. bis Dez.	
	n	% ♂♂	n	% ♂♂	n	% ♂♂
alle Arten	2 811	56,3 %	1 891	54,5 %	1 270	58,0 %
<i>Lophuromys</i>	722	51,3 %	477	49,1 %	410	55,3 %
<i>Oenomys</i>	451	48,2 %	377	49,7 %	174	50,0 %
<i>Praomys</i>	532	57,9 %	233	58,4 %	131	60,3 %
<i>Lemniscomys</i>	252	60,0 %	248	56,5 %	217	61,3 %
<i>Leggata t. + m.</i>	251	68,5 %	156	58,3 %	102	75,5 %
<i>Dasymys</i>	190	53,2 %	101	49,5 %	82	58,5 %
<i>Mastomys</i>	58	63,8 %	83	65,0 %	49	47,0 %
<i>Otomys</i>	97	56,7 %	74	56,8 %	36	59,8 %
<i>Dendromus</i>	117	64,0 %	27	70,4 %	13	77,0 %

Schema in Tab. 15. Bei allen Arten, außer *Mastomys*, liegt das Fangmaximum an Männchen zwischen Oktober und Dezember, also in der auf die Trockenzeit folgenden Periode des starken Auflebens der Fortpflanzungsaktivität. Bei 4 Gattungen liegt das Fangminimum an Männchen in den Trockenzeitmonaten, bei weiteren 4 Gattungen zwischen Januar und Mai. Bei *Mastomys* scheint die Männchen-Aktivität in der Trockenzeit am höchsten, am niedrigsten zwischen Oktober und Dezember, was allerdings nicht mit der Fortpflanzungsaktivität korreliert werden kann.

Der höhere Männchen-Anteil, zumindest von Oktober bis Dezember, kann ohne weiteres aus der höheren Beweglichkeit und dem Herumschweifen der Männchen in der Vermehrungsperiode erklärt werden, wodurch die Wahrscheinlichkeit steigt, daß sie in eine Falle gehen. Aus Europa und Nordamerika sind ähnliche Ergebnisse bekannt, vgl. z. B. PELIKÁN (1964).

## 6. Faktoren des Wachstums und des Schwundes der Populationen

### a. Untersuchungsgebiet

Aus meinen Untersuchungen und den meisten zitierten Arbeiten geht eine klare Übereinstimmung von Niederschlagsverteilung und Fortpflanzung hervor, obgleich nur ein Teil dieser Arbeiten nach sicheren Methoden durchgeführt wurde und nur wenige etwas über den *ganzen Jahresverlauf* aussagen können.

Man kann sagen, daß der Einfluß von Temperatur, Lichtverhältnissen u. a. als unbedeutend gelten kann. Faktoren, die mit zeitlich und mengenmäßig gesteigerten Niederschlägen zusammenhängen, bringen die Fortpflanzung in Gang, die in vielen Gebieten um die Wende Regen-/Trockenzeit ihren Höhepunkt erreicht, zu einem Zeitabschnitt, da die Bedingungen der Vegetation für Ernährung, Schutz, Nestbau usw. (noch) optimal sind.

Im Kivuseegebiet allerdings liegt das Fortpflanzungsmaximum deutlich vor der Wende Regen-/Trockenzeit, nämlich im Februar und März, also im letzten Drittel, der von September bis April/Mai dauernden Niederschlagsperiode, deren regenreichster Monat der April ist. An der Wende zur Trockenzeit ist die Fortpflanzungsrate bereits um  $\frac{1}{3}$  des Maximalwertes reduziert.

Die Niederschlagsperiodik bewirkt die für die Nager bedeutendsten Veränderungen in der *Vegetation*. So schränkt die zunehmende Trockenzeit ab Juni das Wachstum von wilden und angebaute Pflanzen ein. Im Juli werden die Felder abgeerntet, erst Ende

August wieder bestellt und so dauert es Monate, bis in ihnen wieder genügend Nahrung zur Verfügung steht. Erntezeiten, in denen ein Maximum an hochwertiger Nahrung verfügbar ist, haben keinen direkt nachzuweisenden steigernden Einfluß auf den Fortpflanzungsverlauf. In den meisten dicht bewachsenen Zwischenfeldstücken ist das Nahrungsangebot nicht derartigen Einschnitten unterworfen wie in den Kulturen und erreicht viel früher wieder einen guten Stand.

Da die Vegetation von Feldern und Zwischenfeldstücken auch Schutz bietet, der in der Trockenzeit durch Aberntung, durch Verdorren und Brände reduziert wird, womit auch der Aktionsraum beschnitten wird, muß neben der Ernährung auch diese wichtige Eigenschaft der Vegetation genannt werden. In intensiven Trockenzeiten können wochenlange Dürren die Vegetation derart an- und austrocknen, daß Brände viel tiefer in feuchtere und dichtere Bestände eindringen können als sonst. Dann kann sich von den trockeneren Beständen der kultivierten Zone so gut wie nichts halten.

Nicht nur der Nahrungsmangel an sich wirkt negativ, er veranlaßt die Tiere auch zu größeren Exkursionen in die ohnehin gelichtete Vegetation, womit sie zusätzlicher Gefahr durch Feinde ausgesetzt sind.

Unter dieser allgemeinen Verschlechterung muß die Fortpflanzung eingeschränkt werden. Junge, die in der ungünstigsten Zeit zwischen Mitte Juli und Mitte September geboren werden, müssen unter sehr schwierigen Bedingungen aufwachsen.

Welche Faktoren nun positiv oder negativ stimmend auf die Fortpflanzungsbereitschaft einwirken, ist schwerlich genau zu bestimmen. Zweifellos ist es ein Faktorenkomplex. Mit der Nahrungsverknappung und dem Ansteigen der stress-Bedingungen geht sicher, wenigstens bei den Weibchen, auch eine hormonale Umstimmung einher. Daß die Aktivität im September/Okttober nach Anwachsen der Niederschläge und vermehrtem Vegetationswachstum wieder zunimmt, ist einfach gesagt. Es mag sein, daß in dieser Zeit mehr oder bestimmte Vitamine in der Nahrung sind, die die Fortpflanzungsbereitschaft zu steigern vermögen. Mehr als Vermutungen sind darüber nicht bekannt.

Es muß jedoch betont werden, daß auch überregionale, vom äußeren Zustand der Vegetation unabhängige Faktoren wirksam sein müssen.

Welches sind nun *die äußeren Faktoren, die direkt einschränkend* auf die Population einwirken. In erster Linie sind hier *Freß-Feinde* zu nennen. So kommt eine große Zahl von *Kleinraubtieren* als Muridenvertilger in Frage, und zweifellos steht ihr starker Bestand in engem Zusammenhang mit den starken Muridenpopulationen.

Acht Arten von Raubtieren stellen, größtenteils nachgewiesenermaßen (RAHM/CHRISTIAENSEN 1963) den Nagern nach: Es sind dies Serval (*Felis serval*), die häufige Falbkatze (*Felis ocreata*), der Streifenschakal (*Canis adustus*), die häufige Tigergenette (*Genetta tigrina*), die Zibethkatze (*Civettictis civetta*), der häufige Ichneumon (*Herpestes ichneumon*), eine weitere Schleichkatze (*Atilax paludinosus*) und der zahlreich vertretene Streifenmarder *Poecilogale albinucha*. Über die stellenweise enorme Wirkung von Kleinraubtieren auf Nagerpopulationen hat z. B. PEARSON (1964) berichtet. Ein weiterer Säuger der bei uns Nager angreift, besonders wohl deren Jungtiere, ist die große Spitzmaus *Crocidura occidentalis*.

Unter den *Vögeln* sind mäusejagende Tagraubvögel verhältnismäßig schwach vertreten, doch stellen bei Tage noch Raben (*Corvus albus*) und wohl auch der Cuculide *Centropus monachus* den Mäusen nach. In der Nacht sind es die nicht seltenen Eulen *Tyto alba*, *Tyto capensis* und *Otus leucotis* (vgl. RAHM, 1960), die auf Nagerfang gehen.

Mehrere *Schlangengattungen* gelten als Feinde der Muriden, so besonders die größeren Formen, unter ihnen die schwarze *Thrasops jacksoni*, *Boaedon lineatus* und die Kobra *Naja melanoleuca subfulva*, von der ich drei Mägen untersuchte und jedesmal Nagerreste fand.

Von großer Bedeutung sind zweifellos auch die häufigen *Treiber-Ameisen*, die einen

beträchtlichen Anteil an Jungtieren vernichten mögen. Noch stärker machen sie sich im Regenurwald bemerkbar, so besonders im Zerfressen der Fänge, wie eigene Erfahrungen und Angaben von EISENTRAU (1963) aus Kamerun zeigen. Haben diese Ameisen ein Nest mit kleinen noch nicht lauffähigen Jungen entdeckt, sind diese hoffnungslos verloren, wenn das Muttertier gerade abwesend ist.

Auf Jungtiere direkt dezimierend können auch Witterungseinflüsse, z. B. schwere Wolkenbrüche mit kurzzeitigen Überschwemmungen wirken, doch haben sie sicher untergeordnete Bedeutung. — Der Gedanke, daß große Niederschläge über längere Zeiten hinweg, also z. B. im April sich nachteilig auf die Vermehrung auswirken könnten, liegt an sich nahe und wurde auch von verschiedenen Seiten geäußert. Dieser Einfluß ist sicher vorhanden, jedoch nur auf Jungtiere, nicht aber auf die Fortpflanzung dieser ihrer Umwelt gut angepassten Arten; denn es ist schwerlich denkbar, daß der z. B. dem März (aber auch Oktober bis Dezember und Februar) gegenüber um etwas niederschlagsreichere April, die *Fortpflanzungsbereitschaft* derart beeinträchtigen sollte, daß sie von 61 auf 49% abfällt, und daß dieser Trend dann zum viel trockeneren Mai hin (40%) auch noch anhalten sollte. Auch müßte sich das am Anteil resorbierter Embryonen irgendwie nachweisen lassen. Ferner müßten Übereinstimmungen zwischen starkem Niederschlag und nachlassender Fortpflanzungsrate in den einzelnen Beobachtungsjahren gefunden werden, was nicht der Fall ist; jedenfalls nicht im April 1964 (Abb. 6) und nicht im März 1965 (Abb. 7). Die Schwankungen in den Monaten Oktober bis Dezember von 1964 und 1965 können als unerheblich angesehen werden.

Gegen unmittelbar auftretende Gefahren, wie Freßfeinde oder Wetterkatastrophen haben mehrere Arten auf verschiedene Weise *schützende Verhaltensweisen* entwickelt, von denen zuerst der Zitzentransport zu nennen ist, der bei vier Arten: *Dasymys incommutus*, *Thamnomys surdaster*, *Otomys tropicalis* und *Praomys jacksoni* perfekt funktioniert. Das Muttertier kann dadurch den ganzen Wurf auf einmal in Sicherheit bringen. Junge *Dasymys* halten bei Gefahr die Zitzen der Mutter derart fest, das man an einem kleinen Jungen die 100 g schwere Mutter samt den andern Kindern hochheben kann. Der Maultransport ist ein weiteres Mittel zur Bergung gefährdeter Jungtiere; er ist bei den meisten Arten ausgebildet.

Die Zahl der Feinde von Nagerjungen scheint gerade in tropischen Gebieten besonder hoch zu sein. Es wäre denkbar, daß dieser Umstand bei einigen Arten eine Entwicklungsrichtung mit beeinflußt hat, die auf Verringerung der Jungenzahl bei gleichzeitiger Abkürzung der Jugendentwicklungszeit hin tendiert. So bringt *Otomys* ein bis zwei große, bereits lauffähige Junge zur Welt, die einer unmittelbar auftauchenden Gefahr, z. B. Ameisen, nicht hilflos ausgeliefert sind. *Oenomys*, *Dasymys* und *Lophuromys* haben ebenfalls relativ geringe Jungenzahl pro Wurf und eine abgekürzte Nesthockerentwicklung.

Indirekten schädigenden Einfluß haben *Ekto- und Endoparasiten*. Von ersteren kommen besonders die großen in der Haut parasitierenden Larven einer oder mehrerer Arten der Dipteren-Gattung *Cordylobia* in Frage, ferner Flöhe und Zecken, die in wechselnden Anteilen fast auf jeder Art nachzuweisen sind. Flöhe können Jungtiere in solch großer Zahl heimsuchen, daß sie ihren Wirt lebensgefährlich schwächen. Schwere Befall von Cestoden im Dünndarm vieler Muridenarten oder von großen Mengen von Nematoden in Gedärmen und Magen stellte ich immer wieder fest.

*Krankheiten* spielten, zumindest für den Untersuchungszeitraum, eine offenbar geringe Rolle. Unter den mehr als tausend zu allen Jahreszeiten lebend gefangenen Tieren, war kaum eines, das einen kranken Eindruck gemacht hätte; und bei den Einzäunungsfängen hätten uns solche Tiere ja bestimmt in die Hände fallen müssen, wenn es sie gegeben hätte. Ähnlich war es bei den tot gefangenen Tieren, die größtenteils kräftig und gesund erschienen. Krankheiten und Seuchen oder auch physiologische Schwächestände, wie sie von Nagern aus zusammenbrechenden Populationen nach

einer Übervermehrung geschildert werden, waren also nicht anzutreffen und dürften als Regulatoren in der jährlichen Dichteperiodik keine Rolle spielen.

So sei zum Schluß auf das sehr komplexe Problem der Bestandsregulierung eingegangen; wie es z. B. kommt, daß keine Übervermehrungen stattfinden.

Wir haben im Anbauggebiet optimalen Lebensraum für Muriden, genügend Nahrung und Schutz über eine lange Zeit des Jahres hinweg, bedingt durch ein günstiges, relativ ausgeglichenes Klima. Es gibt nicht nur viele Felder, die Nahrung bieten, sondern auch andere Lebensräume, die nur nicht solche Individuendichten zulassen wie die Zwischenfeldstücke. Die gesamte Vegetation hat etwas ausgeglichenes; zwar gibt es eine größere Zahl verschiedener Lebensräume, doch sind die Biotopgrenzen fast nirgends scharf und unüberschreitbar. Unter diesen günstigen Bedingungen halten die Muriden ihre Lebensräume in großer Arten- und Individuenzahl besetzt und haben praktisch alle ökologischen Nischen ausgenützt. Günstige Biotope sind dichter, ungünstige, oft direkt angrenzend, weniger dicht besetzt.

Fortpflanzungsmöglichkeiten bestehen das ganze Jahr hindurch, sind jedoch in der rund drei Monate währenden Trockenzeit ziemlich eingeschränkt und werden nur unvollkommen ausgenützt. So läßt sich aus den monatlichen Fortpflanzungsraten ersehen, daß zwischen den einzelnen Würfen größere Pausen eingelegt werden. Hinzu kommt, daß mehrere häufige Arten eine geringe Wurfgröße und Wurffolge haben, also nicht auf eine intensive Vermehrung in möglichst kurzer Zeit eingestellt sind.

Nach einigen Monaten günstiger Fortpflanzungsbedingungen, stellt sich während dreier Monate (Januar bis März) ein über 60% liegendes Niveau der Fortpflanzungsrate ein, welches aber im April, noch ehe äußere beschränkende Einflüsse zu erkennen sind, wieder absinkt und nach einem Wiederanstiegen, schließlich dem Trockenzeitminimum zustrebt.

Obwohl die Vermehrungsperiode acht Monate währt und die Fortpflanzung einige Zeit hohe Beträge erreicht, kann daraus keine Übervermehrung resultieren. Die Biotope sind in dieser Zeit zwar dicht besetzt, doch sind sie so reich an Möglichkeiten, daß sie diesen Überschuß verkraften. Gelegenheit zur Abwanderung in weniger günstige Biotope gibt es genug, z. B. in felderferne Lebensräume, die lange nicht so dicht besetzt sind und größere Dichte auf die Dauer auch wohl nicht tragen, da die Tiere dort viel schwierigen Bedingungen ausgesetzt sind.

Jedenfalls besteht dieses Gefälle vom optimalen zum schlechteren Lebensraum fast immer, und das ist entscheidend. WAGNER (1953, 1961) betont in seinen, in den Tropen gemachten Nagerstudien, wie wichtig es ist, daß günstige Biotope von solchen umgeben sind, die den Überschuß bei starkem Populationsdruck aufnehmen können. Ist dies nicht der Fall, so kommt es im günstigen Biotop zu Übervermehrung. — Bei biotopisch sehr stark gebundenen Arten, wie z. B. *Praomys jacksoni*, könnten auch in unserem Gebiet solche Dinge zeitweise akut werden.

Der Überschuß aus der Fortpflanzungszeit wird nun auf natürliche Weise, ganz überwiegend wohl durch die Unzahl der Freßfeinde reduziert, besonders natürlich in der ungünstigen Jahreszeit in der die Lebensbedingungen allgemein schlechter sind und ein Nachwachsen der Population ohnehin nicht möglich ist.

Günstige Umstände, wie kurze Trockenzeit, die theoretisch die Fortpflanzung nur kurzfristig einschränkt (1963), werden offenbar nicht genutzt, um die Population auf eine Überstärke zu bringen. Umgekehrt vermögen stärker reduzierte Populationen (wie 1964) durch Steigerung der Wurffolge rasch wieder auf den Normalwert zu kommen. Die Möglichkeiten zu einer Übervermehrung werden also schon früh durch innere (gedrosselte Fortpflanzung, größere Wurfpausen) und äußere Faktoren (Feinde) gebündelt.

An *Mastomys* haben wir ein Beispiel, daß die Umweltbedingungen in unserer relativ hoch gelegenen Region die Fortpflanzung nachteilig beeinflussen können. Zwar hat